

N° d'ordre : A. O. 6483

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

FRANÇOISE MICHELE LECOCQ

LE *BEGONIA TUBERHYBRIDA* Voss.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE

Soutenue le 16 Février 1972 devant la Commission d'examen

Mademoiselle G. DEBRAUX	Présidente
Mademoiselle M. ASTIÉ	} Examinateurs
Monsieur Y. LEMOIGNE	
Monsieur B. DURAND	

N° d'ordre : A. O. 6483

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

FRANÇOISE MICHELE LECOCQ

LE *BEGONIA TUBERHYBRIDA* Voss.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE

Soutenue le 16 Février 1972 devant la Commission d'examen

Mademoiselle G. DEBRAUX	Présidente
Mademoiselle M. ASTIÉ	} Examineurs
Monsieur Y. LEMOIGNE	
Monsieur B. DURAND	

THÈSE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES



UNIVERSITE DE NANTES

FACULTE DES SCIENCES DE NANTES

PROFESSEURS TITULAIRES

Sciences mathématiques

MM. G. BRILLOUET
I. MOLINARO

M. J. PETRESCO

Sciences physiques

MM. P. AVIGNON
A. BOULLOUD
L. COLLET

MM. S. MINN
H. MOUTON

Sciences chimiques

MM. J. PIERI
H. QUINIOU

M. B. WOJTKOWIAK

Sciences biologiques

Mlle G. DEBRAUX

PROFESSEURS TITULAIRES A TITRE PERSONNEL

Sciences mathématiques

MM. C. PAUC

M. R. RAFFIN

Sciences chimiques

M. J.-M. DUNOYER

M. Y. GRAFF

Sciences biologiques

M. R. GARRIGUES

MM. G. LE DOUARIN

Mme N. LE DOUARIN

R. SELLIER

Sciences de la terre

M. P. CAVET

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Sciences physiques

MM. J-P. BARDON
G. GOUREAUX

M. W. LASKAR

Sciences chimiques

MM. G. MARTIN
J. ROUXEL

M. M. TOURNOUX

Sciences biologiques

M. P. DUPONT

M. Y. SAUDRAY

Sciences de la terre

M. F. OTTMANN

MAITRES DE CONFERENCES

Sciences mathématiques

MM. D. BETTEN
A. FOUQUES
M. GATESOUBE

MM. H. IBISCH
D. LEBORGNE

Sciences physiques

MM. R. LE BIHAN
R. LEMAITRE

MM. P. LONCKE
L. ROSIER

Sciences chimiques

M. M. CHABANNEL

Mme M. MARTIN

Sciences biologiques

MM. L. AMOURIQ
D. LEBRUN

Mme D. NICOLAS-PRATT

Sciences de la terre

M. F. FORESTIER

M. A. NICOLAS

CHARGÉ D'ENSEIGNEMENT

Sciences mathématiques

M. PHAN-THE-LAI

THESE RESULTS WERE OBTAINED FROM THE FOLLOWING DATA:

Sciences mathématiques

Sciences physiques

Sciences chimiques

M. J-C REMY

Sciences biologiques

M. G. MATZ

Sciences mathématiques

Mme I. MORET-BAILLY

Sciences physiques

Sciences biologiques

1. ☐ 2. ☐ 3. ☐ 4. ☐ 5. ☐ 6. ☐ 7. ☐ 8. ☐ 9. ☐ 10. ☐ 11. ☐ 12. ☐ 13. ☐ 14. ☐ 15. ☐ 16. ☐ 17. ☐ 18. ☐ 19. ☐ 20. ☐ 21. ☐ 22. ☐ 23. ☐ 24. ☐ 25. ☐ 26. ☐ 27. ☐ 28. ☐ 29. ☐ 30. ☐ 31. ☐ 32. ☐ 33. ☐ 34. ☐ 35. ☐ 36. ☐ 37. ☐ 38. ☐ 39. ☐ 40. ☐ 41. ☐ 42. ☐ 43. ☐ 44. ☐ 45. ☐ 46. ☐ 47. ☐ 48. ☐ 49. ☐ 50. ☐ 51. ☐ 52. ☐ 53. ☐ 54. ☐ 55. ☐ 56. ☐ 57. ☐ 58. ☐ 59. ☐ 60. ☐ 61. ☐ 62. ☐ 63. ☐ 64. ☐ 65. ☐ 66. ☐ 67. ☐ 68. ☐ 69. ☐ 70. ☐ 71. ☐ 72. ☐ 73. ☐ 74. ☐ 75. ☐ 76. ☐ 77. ☐ 78. ☐ 79. ☐ 80. ☐ 81. ☐ 82. ☐ 83. ☐ 84. ☐ 85. ☐ 86. ☐ 87. ☐ 88. ☐ 89. ☐ 90. ☐ 91. ☐ 92. ☐ 93. ☐ 94. ☐ 95. ☐ 96. ☐ 97. ☐ 98. ☐ 99. ☐ 100. ☐

A MADemoisELLE LE PROFESSEUR G.DEBRAUX

A MA GRAND-MÈRE

A LA MÉMOIRE DE MON GRAND-PÈRE

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION -----	1
--------------------	---

PREMIERE PARTIE

GENERALITES

CHAPITRE I.-HISTORIQUE -----	5
I.-DÉCOUVERTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DU <u>BEGONIA</u> ----	5
II.-INTRODUCTION DU <u>BEGONIA</u> EN EUROPE -----	7
III.-CRÉATION DES HYBRIDES -----	8
IV.-CULTURE DES BÉGONIAS TUBÉREUX-----	11
V.-CONCLUSION-----	13
CHAPITRE II.-MATERIEL ET TECHNIQUES-----	16

DEUXIEME PARTIE

LA PLANTE NORMALE

CHAPITRE I.-POSITION SYSTEMATIQUE-----	19
CHAPITRE II.-MORPHOLOGIE-----	25
I.-APPAREIL VÉGÉTATIF-----	25
A.- <u>TIGE</u> -----	25
B.- <u>FEUILLE</u> -----	27
C.- <u>TUBERCULE</u> -----	33
II.-INFLORESCENCE-----	35
III.-FLEUR-----	36
A.- <u>FLEUR MALE</u> -----	38
B.- <u>FLEUR FEMELLE</u> -----	40
IV.-FRUIT-GRAINE-----	44

TROISIEME PARTIE

ANOMALIES SPONTANÉES ET EXPÉRIMENTALES

CHAPITRE I.-ANOMALIES DE LA FEUILLE-----	47
I.-FEUILLE PELTEE-----	47

II.-FEUILLE SCYPHIEE -----	49
III.-FEUILLE DIPLOPHYLLE-----	49
IV.-FEUILLE METAMERISEE-----	52
V.-EXCROISSANCES-----	56
A.- <u>EXCROISSANCES VASCULARISEES</u> -----	56
1.- <u>Excroissances adaxiales</u> -----	56
2.- <u>Excroissances abaxiales</u> -----	58
B.- <u>EXCROISSANCES NON VASCULARISEES</u> -----	58
CHAPITRE II.-ANOMALIES DE L'INFLORESCENCE-----	61
I.-MODIFICATIONS SPONTANEEES-----	61
A.- <u>AVORTEMENT DES FLEURS DU DICHASIMUM</u> -----	61
B.- <u>FORMATION D'UN DICHASIMUM COMPOSE</u> -----	63
II.-MODIFICATIONS INDUITES EXPERIMENTALEMENT-----	63
A.- <u>FOLIARISATION DES BRACTEES</u> -----	63
B.- <u>EVOLUTION DE L'INFLORESCENCE</u> -----	65
1.- <u>Inflorescence dichasiale</u> -----	65
2.- <u>Inflorescence pléiochasiale</u> -----	65
CHAPITRE III.- ANOMALIES DE LA FLEUR MALE-----	68
I.-VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DE L'ÉTAMINE-----	68
A.- <u>TRANSITION ETAMINE-PETALE-CARPELLE</u> -----	68
1.- <u>Etamine-staminode stérile</u> -----	70
2.- <u>Staminodes ovulifères</u> -----	71
3.- <u>Staminode ovulifère-carpelle ouvert</u> -----	73
B.- <u>ETAMINE - STAMINODE OVULIFERE - CARPELLE</u> -----	75
C.- <u>ETAMINE-STAMINODE STIGMATIFERE ET OVULIFERE-CARPELLE</u> ---	75
D.- <u>ETAMINE-ETAMINE STIGMATIFERE ET OVULIFERE-CARPELLE</u> ---	76
E.- <u>CARACTERE DOUBLE DE L'ETAMINE</u> -----	78
II.-VARIATIONS DES FLEURS DOUBLES-----	79
A.- <u>STERILISATION DE LA FLEUR</u> -----	81
B.- <u>BISEXUALISATION DE LA FLEUR</u> -----	81
C.- <u>FLEUR UNISEXUEE FEMELLE</u> -----	85
III.-FLEURS VIRESCENTES ET CARACTÈRES D'INFLORESCENCE DANS LA FLEUR -----	91
A.- <u>FOLIARISATION DES PIECES DU PERIANTHE</u> -----	93
B.- <u>APPARITION DE CARACTERES INFLORESCENTIELS DANS LA FLEUR</u> 95	
CHAPITRE IV.- ANOMALIES DE LA FLEUR FEMELLE-----	98
I.-OVAIRES INFÈRES-----	98

A.-CAS DE GYMNOSPERMIE -----	98
B.-GYNECEES BICARPELLES -----	102
C.-GYNECEE TETRACARPELLE -----	106
II.-OVAIRES SEMI-INFÈRES-----	108
A.-GYNECEE TETRACARPELLE -----	108
B.-GYNECEE PENTACARPELLE -----	108
C.-GYNECEE A HUIT CARPELLES -----	112
III.-OVAIRES SUPÈRES -----	113
A.-GYNECEE TETRACARPELLE -----	113
B.-GYNECEE A ONZE CARPELLES -----	115
IV.-FLEURS PROLIFÈRES-----	117
CHAPITRE V.-ANOMALIES DE L'OVULE-----	120
I.-FORMES DE TRANSITION ENTRE PÉTALES ET OVULES-----	120
II.-CARPELLISATION DE L'OVULE-----	121
A.-CARPELLES STERILES -----	121
B.-CARPELLES FERTILES -----	123
RESUME DES RESULTATS OBTENUS CHEZ LE <i>BEGONIA TUBERHYBRIDA</i> --	125

QUATRIEME PARTIE

ANALYSE DES RESULTATS

I.-APPAREIL VÉGÉTATIF -----	127
A.-FEUILLE NORMALE -----	127
B.-FEUILLE MODIFIÉE -----	129
1.-Feuille peltée -----	129
2.-Feuille scyphiée -----	129
3.-Feuille diplophylle -----	131
4.-Feuille métamérisée -----	132
C.-EXCROISSANCES VASCULARISÉES -----	134
II.-INFLORESCENCE-----	134
A.-MODIFICATIONS DE L'INFLORESCENCE -----	135
B.-VIRESCENCE DE L'INFLORESCENCE -----	137
III.-FLEUR MALE-----	139
A.-ETAMINE -----	139
1.-Homologies entre pièces périanthaires et reproductrices ----	140
A.-PRESENCE DE PIÈCES PÉTALISÉES A LA PLACE DES ETAMINES ---	140

B.- <u>PRESENCE DE CARACTERES FEMELLES SUR LES STAMINODES</u> -----	141
C.- <u>PRESENCE DE PIECES PETALISEES A LA PLACE DES ETAMINES</u> -----	143
2.- <u>Caractère diplophylle de l'étamine</u> -----	144
B.- <u>FLEUR DOUBLE</u> -----	145
1.- <u>Evolution de la fleur mâle polystaminée vers la fleur pleine stérile</u> -----	147
2.- <u>Evolution de la fleur mâle polystaminée vers la fleur herma-</u> <u>phrodite</u> -----	148
3.- <u>Fleurs devenues unisexuées femelles</u> -----	150
C.- <u>VIRESCENCES ET PROLIFICATIONS FLORALES</u> -----	151
1.- <u>Virescence des pièces périanthaires</u> -----	151
2.- <u>Apparition de caractères inflorescentiels sur le réceptacle</u> <u>floral</u> -----	152
IV.- <u>FLEUR FEMELLE</u> -----	153
A.- <u>POSITION DE L'OVAIRE CHEZ LE BEGONIA</u> -----	153
B.- <u>VALEUR MORPHOLOGIQUE DU CARPELLE DU BEGONIA</u> -----	156
C.- <u>VARIATION DU NOMBRE DES CARPELLES</u> -----	157
1.- <u>Gynécées méiomères</u> -----	157
2.- <u>Gynécées pléiomères</u> -----	157
A.- <u>PLEIOCARPIE SUPPLEMENTAIRE</u> -----	157
B.- <u>PLEIOCARPIE PAR ADNATION AUX CARPELLES DE PIECES PETALO-</u> <u>DES OVULIFERES OU STIGMATIFERES</u> -----	158
D.- <u>GYNECEES PROLIFERES</u> -----	158
V.- <u>VARIATIONS DES OVULES</u> -----	161

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES-----	162
INDEX ALPHABETIQUE DES NOMS BOTANIQUE-----	164
BIBLIOGRAPHIE-----	171

INTRODUCTION

Il est extraordinaire de rencontrer dans une fleur mâle des pièces à caractères femelles (pétales porteurs d'ovules et de stigmates, petits styles stigmatifères entremêlés aux pétales et étamines ou réunis au sommet du réceptacle et constituant alors un gynécée); ce phénomène est cependant fréquent chez le *Begonia tuberhybrida* Voss. Il semblerait intéressant d'étudier de telles anomalies, d'en déterminer la nature, de rechercher les homologues existant entre les différentes pièces et enfin d'essayer d'élucider le déterminisme de leur formation puisque ce sont les formes tératologiques qui permettent de comprendre les formes normales.

Dans le cadre de ses recherches de Tératologie spontanée et expérimentale, Mademoiselle G. DEBRAUX nous a confié en Août 1963 l'étude des cas tératologiques existant chez les Bégonias tubéreux. Nos premières observations, portant sur le *Begonia tuberhybrida gigantea* et qui ont fait l'objet d'un Diplôme d'Etudes supérieures (194), nous ont montré tout l'intérêt de cette étude et c'est avec un grand plaisir que nous avons eu la possibilité de poursuivre nos travaux, Mademoiselle le Professeur G. DEBRAUX nous ayant fait l'honneur de nous appeler à collaborer à l'oeuvre qu'elle avait entreprise en nous proposant le poste d'Assistant vacant dans son Laboratoire. C'est ainsi qu'il nous a été possible de compléter l'étude morphologique que nous n'avions fait qu'ébaucher et d'essayer de provoquer d'autres anomalies par des perturbations de la photopériode. Encouragée par les premiers résultats obtenus, nous nous sommes alors adressée à un autre Bégonia tubéreux, la variété *maxima* à fleurs jaunes; nos résultats se sont révélés fort intéressants et ont fait l'objet de plusieurs publications (195, 196, 197, 198, 199, 200).

Dans ce Mémoire, nous décrivons les anomalies spontanées ou induites

expérimentalement chez les deux espèces en faisant varier un seul facteur physique, la lumière.

Notre travail est divisé en cinq parties. Après un cours historique, résumant les connaissances concernant le genre *Begonia*, qui fait l'objet de la première partie et dans lequel nous insistons sur la distribution géographique de cette plante, son introduction en Europe, la création de ses hybrides et enfin sa culture, nous exposons les techniques utilisées au cours de nos recherches.

La deuxième partie est consacrée à la position systématique du genre *Begonia* qui fait l'objet de nombreuses controverses et à l'étude morphologique et histologique de la plante normale.

Dans la troisième partie, nous décrivons les diverses morphoses tératologiques spontanées ou induites expérimentalement observées au niveau de l'appareil, de l'inflorescence et de la fleur.

L'analyse des résultats constitue la quatrième partie.

Dans la cinquième partie, nous exposons les conclusions les plus intéressantes auxquelles nous avons pu aboutir.

Avant d'exposer les résultats de nos observations, nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance à toutes les personnes qui ont contribué à notre formation ou qui nous ont aidée au cours de la réalisation de ce travail.

Nous adressons à notre Maître, Mademoiselle le Professeur G. DEBRAUX, titulaire de la Chaire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes, l'expression de notre profonde gratitude et de notre affectueuse reconnaissance. Après nous avoir accueillie dans son Laboratoire, elle nous a initiée à la Recherche et n'a pas cessé de nous manifester la plus grande sollicitude; nous ne saurons oublier ses précieux conseils et ses nombreux encouragements. Au cours de la rédaction de notre manuscrit, nous avons trouvé en elle un critique bienveillant, nous faisant bénéficier de sa très grande expérience. Nous lui devons beaucoup et nous ne l'oublierons jamais.

C'est grâce à l'enthousiasme communicatif de Mademoiselle M. ASTIÉ, actuellement Maître de Conférences à la Faculté des Sciences d'Angers, dont nous avons suivi l'enseignement pratique lors de la préparation de notre Propédeutique et de notre Licence alors qu'elle était Maître-Assistant à la

Faculté des Sciences de Nantes, que nous devons notre orientation actuelle vers la Recherche en Tératologie végétale. Malgré son éloignement de Nantes, elle n'a jamais cessé de nous conseiller et de nous prodiguer ses encouragements. Nous lui exprimons nos sincères remerciements pour l'intérêt qu'elle nous témoigne et pour le grand honneur qu'elle nous fait en acceptant de faire partie de notre Jury de Thèse. Nous la prions de trouver ici le témoignage de notre profonde affection.

Nous remercions Monsieur Y. LEMOIGNE, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon, et Monsieur B. DURAND, Professeur à la Faculté des Sciences d'Orléans du grand honneur qu'ils nous ont fait en acceptant de faire partie de notre Jury de Thèse; nous les prions de trouver ici l'expression de notre très respectueuse gratitude.

Notre profonde reconnaissance s'adresse à Monsieur L. VAN ACKER, Directeur principal des Sociétés réunies d'Energie de l'Escaut à Gand en Belgique, pour l'accueil chaleureux qu'il nous a réservé. Il nous a introduit à la Station de Recherches de l'Etat pour l'amélioration des Plantes ornementales, établie à Melle, où nous avons pu rencontrer le Directeur, Monsieur J.G. VAN ONSEM, et le Chef de Travaux, Monsieur J. HAEGEMAN; nous les prions d'accepter nos plus vifs remerciements pour leur bienveillante compréhension et pour l'aide matérielle qu'ils nous ont apportée. Nous remercions plus particulièrement Monsieur J. HAEGEMAN; il n'a jamais cessé de nous communiquer généreusement de très précieux renseignements et nous a aimablement consacré une partie de son temps en nous faisant visiter les magnifiques cultures de Bégonias de la région gantoise; qu'il veuille bien trouver ici le témoignage de notre profonde gratitude.

Nos remerciements s'adressent également à Monsieur J. SOBRY, Administrateur de la Société BUNGE à Anvers et Directeur du Département du Coton, qui nous a permis d'entrer en contact avec Monsieur L. VAN ACKER.

Notre amicale reconnaissance s'adresse également à toutes les personnes qui ont participé à la réalisation technique de ce travail.

Nous remercions très chaleureusement Mademoiselle C. COQUEN, Maître-Assistant à la Faculté des Sciences d'Angers, pour l'aide amicale qu'elle a apportée dans la réalisation de notre manuscrit; qu'elle trouve ici l'expression de notre très sincère amitié.

Nous remercions Mademoiselle R. REBERTEAU et Monsieur et Madame R. HAMON, Aides-Techniques, pour les soins attentifs qu'ils ont apportés à la culture de nos plantes en expérience et pour leur aide efficace dans la confection

d'une partie de nos coupes histologiques. Nous adressons plus particulièrement à Mademoiselle R. REBERTEAU nos sincères remerciements pour son aide désintéressée et le dévouement qu'elle a manifestés au cours de la réalisation d'une partie de l'illustration de ce Travail. Que Madame Th. HAMON trouve également ici l'expression de notre reconnaissance pour l'aide qu'elle nous a apportée dans les traductions allemandes.

Que Madame L. SIMON, Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Nantes, avec qui nous collaborons, Monsieur A. DAVID et Monsieur J.D. VIEMONT, Assistants à la Faculté des Sciences d'Angers, trouvent ici l'expression de notre amitié sincère. Nous ne saurons oublier l'aide désintéressée que nous a apportée Monsieur A. DAVID, durant deux années, dans la surveillance de nos cultures, alors qu'il était étudiant à la Faculté des Sciences de Nantes; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de nos remerciements bien sincères.

Nous adressons également notre amical souvenir à Madame D. LÉGER et à Monsieur A. REIGNIER, Aides-Techniques au Laboratoire de Biologie végétale de la Faculté des Sciences d'Angers.

La réalisation matérielle de notre Mémoire a pu être menée à bien grâce à la bienveillante compréhension de Mademoiselle M. ASTIÉ qui a mis à notre disposition son Laboratoire de photographies pour la réalisation des clichés et de Mademoiselle Y. LEYCURAS, Doyen de la Faculté des Sciences d'Angers, qui a bien voulu nous autoriser à utiliser l'imprimerie de la Faculté ce qui nous a permis d'imprimer notre manuscrit beaucoup plus vite; nous leur adressons nos très respectueux remerciements.

PREMIERE PARTIE

GENERALITES

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Avant de décrire les variations morphologiques de la fleur du *Begonia tuberhybrida* Voss, nous donnerons un bref aperçu de l'histoire de cette plante en nous inspirant abondamment de plusieurs ouvrages fondamentaux (FOURNIER, 1879, 132, LE TEXNIER, 1908, 206, CHEVALIER, 1938, 56, HAEGEMAN, 1965, 166).

I.- DÉCOUVERTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DU BEGONIA

Le genre *Begonia* groupe des plantes très polymorphes (herbacées, suffrutescentes, rhizomateuses) possédant des caractères communs bien marqués tels que l'asymétrie des feuilles et l'unisexualité des fleurs. La plupart des représentants vivent dans les régions chaudes du globe; ceux qui furent introduits en Europe connurent une grande vogue d'abord comme plantes de collection, puis comme plantes ornementales; en effet, la facilité de leur culture et l'obtention de nombreux hybrides, leur feuillage souvent très décoratif, la beauté et la richesse de coloris de leurs fleurs déterminèrent l'extension de ce genre aujourd'hui très répandu chez les Horticulteurs.

En 1690, un botaniste français, le Moine Charles PLUMIER rapporta d'un voyage d'études aux Antilles un certain nombre de plantes rares, inconnues des

Botanistes de cette époque et pour lesquelles il créa le genre *Begonia*, en l'honneur de Michel BÉGON, Gouverneur de Saint Domingue, pour le remercier de la bienveillance qu'il montrait aux Botanistes; selon LE TEXNIER (206), ce célèbre voyageur, dans sa description des plantes d'Amérique, fit connaître plusieurs espèces de *Begonia* auxquelles il avait attribué des noms qui n'ont pas été conservés par la suite:

Begonia flore rosea orbiculare = *Begonia rotundifolia* Lam.,

Begonia rosae flore acutioribus et late crenatis = *Begonia Plumieri* Kunth,

Begonia purpurea maxima folio aurito = *Begonia suaveolens* Lodd..

Ce n'est cependant pas PLUMIER qui découvrit le premier ces plantes. En effet, le Médecin espagnol HERNANDEZ, dans son ouvrage "*Rerum Medicarum Novae Hispaniae Thesaurus*" publié en 1649, avait signalé une plante indigène du Mexique portant le nom de *Totoncaxoxo coyollin* (166), dont la description et le dessin correspondaient à un Bégonia ainsi que l'a fait remarquer A. LANGE (192), Conservateur du Jardin botanique de Copenhague, dans son ouvrage paru en 1933.

Selon CHEVALIER (56), d'autres Bégonias étaient connus avant la création du genre par PLUMIER: les Bégonias asiatiques portant actuellement les noms de *Begonia discolor* Ait. (*Begonia Evansiana* Andr.), *Begonia malabarica* Lam., *Begonia sinensis* A. DC., *Begonia tuberosa* Lam. (*Empetrum acetosum*) et un Bégonia de la Jamaïque *Begonia acutifolia* Jack (*Begonia acuminata* Dryand) que le Botaniste H. SLOANE avait dénommé en 1688 *Aceris fructu herba anomala*.

En 1700, Joseph PITTON DE TOURNEFORT (292) adopta le nom de *Begonia* après avoir observé les dessins et l'herbier de PLUMIER et le célèbre suédois, LINNÉ (209) introduisit la famille des Bégoniacées dans son "*Genera plantarum*".

Les plantes du genre *Begonia* sont particulièrement nombreuses dans toute l'Amérique tropicale (Mexique, Antilles, Brésil, Bolivie, Pérou); les espèces frutescentes de grande taille telles que le *Begonia platanifolia* Schott voisinent avec les espèces rhizomateuses à grand feuillage telles que le *Begonia nelumbiifolia* Cham. et Schlecht., le *Begonia maxima* Hort.. Ces plantes croissent dans les forêts humides ou dans les fissures des rochers ombragés, certaines grimpent le long des troncs d'arbres et s'y attachent grâce à des racines adventives.

Certains Bégonias, adaptés à des régions plus froides et plus sèches, sont pourvus de tubercules souterrains vivaces et de taille variable: ils constituent le groupe des Bégonias tubéreux qui habitent la Cordillère des Andes à trois

mille mètres d'altitude.

Enfin, d'autres centres de répartition des Bégonias existent en Afrique, dans la région du Cap et du Natal (*Begonia Dregei* Otto et Dietr., *Begonia Richardsiana* Mast.) et en Asie, dans l'Himalaya oriental et méridional, les montagnes de l'Inde (*Begonia Griffithii* Hook.), à Ceylan et dans l'Archipel Malais (*Begonia decora* Stapf, *Begonia Rajah* Ridde11).

II.- INTRODUCTION DU BEGONIA EN EUROPE

Le premier Bégonia introduit dans les jardins d'Europe en 1777 fut le *Begonia nitida* Ait.; puis, apparurent en 1780 le *Begonia octopetala* L'Her. (*Begonia grandiflora* Know. et Westc.), en 1790 le *Begonia acuminata* Dryand et en 1794 le *Begonia macrophylla* Hort. (*Begonia nelumbiifolia* Cham. et Schlecht.). Progressivement, le nombre des Bégonias introduits en Europe augmenta et le jardin botanique de Kew en possédait déjà 8 espèces en 1815. En 1829, 15 espèces ornaient les jardins anglais, 16 espèces le jardin du Roi à Paris, 34 espèces le jardin botanique de Berlin; puis, l'introduction de ces plantes dans d'autres jardins d'Europe s'accélérait, 130 espèces pouvaient être dénombrées dans la seconde moitié du 19^{ème} siècle.

Les Bégonias frutescents américains dominaient: *Begonia angularis* Raddi (*Begonia zebrina* Hort.), *Begonia sanguinea* Raddi, *Begonia platanifolia* Schott, *Begonia castanaefolia* Schott (*Begonia fruticosa* DC.), *Begonia coccinea* Hook. (*Begonia rubra* Hort.), *Begonia fuschsioides* Hook., etc.. Quelques Bégonias rhizomateux apparaissaient: *Begonia heracleifolia* Cham. et Schlecht., *Begonia hydrocotyliifolia* Hook., *Begonia nelumbiifolia* Cham. et Schlecht. (*Begonia macrophylla* Hort.), etc.. On cultivait également des espèces tubéreuses telles que le *Begonia octopetala* L'Her., le *Begonia discolor* Ait., le *Begonia geraniifolia* Hook., le *Begonia Dregei* Otto et Dietr..

Ce furent les jardins botaniques et quelques jardins particuliers de Collectionneurs qui contribuèrent d'abord à l'introduction des Bégonias; par la suite, les Collecteurs de plantes travaillant pour les Horticulteurs augmentèrent considérablement le nombre des espèces introduites. Nous citerons, d'après LE TEXNIER (206) et CHEVALIER (56), quelques Horticulteurs français et étrangers qui ont contribué à faire connaître et à répandre les Bégonias à la fin du 19^{ème} siècle: VAN HOUTTE et LINDEN en Belgique, ROLLISSON, WILLIAMS et VEITCH en Angleterre, LEGROS, LEMOINE et CROUSSE en France, OTTO en Allemagne.

III.- CRÉATION DES HYBRIDES

Les hybrides firent leur apparition dès 1847; parmi les plus anciens, actuellement encore très recherchés, citons le *Begonia ricinifolia* A. Dietr. à grandes feuilles lobées d'un beau vert bronze (1847), le *Begonia erythrophylla* Neumann (*Begonia Feastii* Bailey), plante d'appartement très florifère (1849), le *Begonia Ingramii* Moore remarquable par sa floraison ininterrompue (1849). Le *Begonia phyllomaniaca* Mart. à feuilles laciniées et frangées serait, selon CHEVALIER (56), un hybride de *Begonia heracleifolia* et de *Begonia incarnata* Link et Otto (1852).

Vers le milieu du 19 ème siècle apparurent les Bégonias rhizomateux asiatiques, *Begonia Thwaitesii* Hook. espèce naine à feuilles pourpre cuivré maculées de blanc, *Begonia xanthina* Hook. à fleurs jaunes et *Begonia rubrovenia* Hook. à feuilles lancéolées, vert taché de blanc sur la face adaxiale, pourpre sur l'autre face. Les deux dernières espèces furent croisées entre elles à Gand par VAN HOUTTE (1810-1876) que l'on peut considérer comme le fondateur de la culture florale qui fait aujourd'hui la richesse de la région gantoise; les hybrides furent eux-mêmes croisés avec le *Begonia Rex* Putz. découvert en 1856 dans la zone tempérée de l'Assam, dans les fentes des rochers où il se faisait remarquer par ses grandes feuilles d'un vert sombre velouté, ornées d'un cercle argenté brillant. Ce fut alors l'apparition de nombreuses plantes au feuillage riche et coloré qui dominèrent jusque vers 1860, date à laquelle elles furent supplantées par les Bégonias tubéreux qui commençaient à se répandre dans les jardins. Cependant, des variétés nouvelles, provenant du croisement des *Begonia Rex* et du *Begonia subpeltata* Hort. ou du *Begonia Evansiana* Andr. (*Begonia discolor* Ait.), attirèrent à nouveau l'attention des amateurs de plantes à feuillage ornemental. La popularité s'accrut avec l'apparition des Bégonias Louise Closon à feuillage teinté de rouge, dûs au croisement de Bégonias hybrides du *Begonia Rex* avec le *Begonia robusta* Blume (*Begonia splendida* Hort.), et s'avéra durable avec les magnifiques variétés obtenues par le croisement des *Begonia Rex* avec le *Begonia diadema* Lind. donnant naissance à des plantes à port élancé et aux feuilles minces à contours lobés et dentés, ou avec le *Begonia decora* Stapf, le *Begonia Bowringiana* Hort. (*Begonia cathayana* Hemsl.), puis le croisement des variétés obtenues entre elles provoqua l'apparition de jolies variétés qui entretinrent la renommée de ce groupe de plantes.

En 1864, R. PEARCE, Horticulteur à Chelsea, envoya à son collègue VEITCH des tubercules de *Begonia boliviensis* DC. qu'il avait trouvés dans la Chaîne des

Andes en Bolivie. Ce fut une des premières espèces qui révolutionna le genre *Begonia* car elle est à l'origine des nombreuses et magnifiques formes horticoles du *Begonia tuberhybrida* Voss dont Chelsea est le berceau, de même d'ailleurs que quelques autres espèces provenant de Bolivie ou du Pérou et introduites en Angleterre l'année suivante: *Begonia Pearcei* Hook., *Begonia rosaeiflora* Hook. et *Begonia Davisii* Hook..

Grâce à la fécondation artificielle entre les parents et les descendants (hybrides de seconde et de troisième générations), un grand nombre de formes nouvelles sont apparues, montrant des caractères plus intéressants que ceux des parents tels que l'accroissement de la taille et la forme plus régulière des fleurs: en 1872, le *Begonia Bertinii* Hort., plante décorative à larges fleurs pendantes, en 1876, le *Begonia rosea grandiflora*, une des premières variétés à grandes fleurs simples, en 1878, les races du *Begonia erecta* Vell., base des variétés de Bégonias tubéreux à grandes fleurs simples ou doubles, en 1880, le *Begonia floribunda alba* à fleurs d'un blanc crème légèrement rosé.

Depuis cette époque, la grande renommée des Bégonias tubéreux hybrides (*Begonia tuberhybrida* Voss) ne fit que s'accroître grâce aux diverses pratiques culturales; on obtient des teintes fixes et durables (rouge, jaune, orange, cuivre, rose et blanc) et ces plantes furent très vite utilisées pour l'ornementation des serres et des jardins; de nombreux Horticulteurs, surtout dans la région gantoise, les cultivent sur de très grandes surfaces pour approvisionner le monde entier.

C'est dès 1873 que, sous l'influence de la culture, on remarque la duplication des fleurs surtout parmi les descendants du *Begonia boliviensis*. Cette particularité parut intéressante aux Horticulteurs, et, c'est ainsi que LEMOINE et CROUSSE (206 , 56) cultivèrent de nombreuses races de Bégonias à fleurs doubles à partir de 1880 ; en 1888, ROBERT (206) créa le *Begonia nana compacta floribunda* , forme naine à nombreuses fleurs doubles ; en 1893 , VILMORIN (206) répandit la variété à fleurs de Chrysanthème à pétales contournés et bouclés . Les morphoses anormales constituant les fleurs doubles avaient dès 1898 éveillé la curiosité puisque LEGROS (206) faisait remarquer que chez certaines fleurs monstrueuses "de nombreux pistils d'un jaune brillant remplaçaient les étamines sans que le restant de la plante soit modifiée" .

Vers la fin du 19ème siècle apparurent encore d'autres curiosités , les fleurs panachées (*Begonia picta marmorata* , *Begonia bicolor* S. Wats.) , les pétales à bords dentelés (*Begonia fimbriata* Liebm.) ou ondulés (*Begonia crispa* Krel.) , ou munis de crêtes (*Begonia erecta cristata*).

A côté de ces formes à grandes fleurs , s'est développée une série de plantes caractérisées par une tige extrêmement florifère portant des feuilles et des fleurs de taille réduite , connues sous le nom de *Begonia tuberhybrida multiflora* et cultivées aujourd'hui en abondance à Gand .

Enfin , par le croisement entre les *Begonia grandiflora* Knowl. et *multiflora* Benth. fut créée une nouvelle race , le *Begonia tuberhybrida maxima* , à fortes branches très florifères , portant des fleurs de taille intermédiaire , et souvent désignée en Allemagne sous le nom de *Begonia floribunda* .

Le *Begonia semperflorens* Link et Otto joua également un très grand rôle dans la création de nouvelles variétés ; originaire du Brésil méridional , il fut envoyé par CHAMBERLAYNE au jardin botanique de Liverpool en 1828. C'est une plante à fleurs roses et au feuillage teinté de rouge et de bronze , qui resta très longtemps réfractaire à toute modification ; ce n'est que vers 1880 qu'elle montra une tendance à la variation et les variétés se succédèrent alors rapidement ; les premières furent connues sous le nom de *Begonia semperflorens rosea* , *Begonia semperflorens coccinea* , *Begonia semperflorens Sturzii* et de *Begonia semperflorens atropurpurea compacta* qui est une forme naine ; croisé avec le *Begonia Schmidtiana* Regel , petite espèce suffrutescente, il donna naissance à une race de plantes naines et demi-naines, très florifères, utilisées pour l'ornementation estivale des jardins. D'autres races naines, connues sous le nom de *Begonia semperflorens gracilis* ou simplement *Begonia gracilis*, furent créées par LEMOINE (206, 56) par le croisement du *Begonia semperflorens* avec le *Begonia fuchsioides* Hook..

En 1880, le *Begonia socotrana* Hook. fut introduit à Kew par le Docteur BALFOUR qui le découvrit dans l'île chaude et sèche de Socotra, au large de la côte méridionale de l'Arabie; la base de ses tiges porte des bulbilles; son hybridation avec des Bégonias tubéreux donna une série de plantes de très grande valeur et dont certaines sont, à l'heure actuelle, cultivées en abondance pour la production de plantes à floraison hivernale. A la suite du croisement du *Begonia socotrana* avec le *Begonia Dregei* Otto et Dietr., LEMOINE obtint en 1891 le *Begonia Gloire de Lorraine*, espèce particulièrement florifère. Le croisement du *Begonia socotrana* avec des variétés du *Begonia tuberhybrida* a donné naissance à de nombreux hybrides très recherchés, cultivés en abondance en Angleterre et en Hollande pour l'approvisionnement des

fleuristes, tels que le *Begonia John Heal* Hort. obtenu par VEITCH en 1885 et le *Begonia hiemalis hybrida* Hort. à floraison hivernale. L'un des hybrides les plus anciens est le *Begonia Gloire de Sceaux* provenant du croisement du *Begonia socotrana* avec le *Begonia subpeltata* (1884).

IV.- CULTURE DES BÉGONIAS TUBÉREUX

Le centre principal de la culture des Bégonias tubéreux à floraison estivale se trouve à Gand en Belgique (Flandre orientale). Selon les statistiques qui nous ont été communiquées par la Station de Recherches pour l'amélioration des plantes ornementales (167), 54 communes, disséminées autour de la ville, groupent 700 établissements produisant, chaque année, 80 millions de tubercules exportés dans le monde entier. En Amérique, plusieurs établissements de Californie sont spécialisés dans la culture des Bégonias tubéreux à grandes fleurs mais les plants diffèrent quelque peu des plants belges. L'assortiment gantois présente une grande diversité de formes et le nombre des couleurs par type est limité à huit; ce sont des couleurs stables qui se reproduisent fidèlement. Les races américaines, par contre, offrent moins de diversité dans les formes et certaines couleurs sont sujettes à variations. Cependant, il faut remarquer que l'assortiment belge est plus sensible aux viroses que les plants américains.

Les Bégonias tubéreux à floraison hivernale, hybrides du *Begonia socotrana* sont surtout cultivés en Angleterre et en Hollande.

La culture s'échelonne sur plusieurs mois et exige de nombreuses manipulations. Nous exposerons ici les méthodes de culture utilisées à Melle en Belgique à la Station de Recherches de l'Etat pour l'amélioration des plantes ornementales et qui nous furent aimablement communiquées par Monsieur J. HAEGEMAN, Chef de Travaux.

Les Bégonias tubéreux sont multipliés par semis de graines à l'exception des races "Multiflores" qui sont, elles, bouturées. Les graines, extrêmement petites, sont semées du 15 Janvier au 15 Février en terrines de terre de bruyère recouverte d'une mince couche de tourbe très finement tamisée. Les terrines, maintenues très humides, séjournent sous une température de 26 degrés. Dans ces conditions, la germination a lieu entre les dixième et quatorzième jours. Les petites plantes (2 cotylédons et l'ébauche de la première feuille) sont alors repiquées dans des terrines ne contenant que de la terre de bruyère et sont gardées sous une température de 18 degrés.

A partir du 15 Mars, on repique une seconde fois les jeunes plantes (2 cotylédons et les 2 premières feuilles) sur les tablettes des serres recouvertes de terre de bruyère. A partir du 1er Mai, les jeunes Bégonias sont mis en pleine terre, mais à l'ombre et protégés sous des bâches en matière plastique et on habitue ensuite progressivement les plantes à vivre au grand air et au soleil. Le dernier repiquage doit être terminé aux environs du 20 Juillet. La floraison atteint son plein épanouissement vers la Mi-Août.

Le sol dans lequel on plante les Bégonias doit être très riche en matières organiques et de nature sableuse (169). L'arrosage a lieu une ou deux fois par jour par temps sec; la privation d'eau et le manque d'engrais donnent naissance à des fleurs simples ne renfermant que des étamines en très grand nombre.

Dans la majorité des exploitations horticoles spécialisées, ce sont les races à grandes fleurs doubles qui prédominent et le but des exploitants est l'obtention de races toujours meilleures, de tubercules de diamètre de plus en plus grand.

Des études et des essais sont réalisés constamment pour éliminer les variations dans les coloris, obtenir des plantes à tiges ramifiées dès la base car elles se prêtent mieux à la plantation en parterre. La forme de la fleur est aussi recherchée: le type bouton de Rose avec le bouton floral conique et le type Camelia à bouton floral cylindrique sont les plus appréciés des amateurs (167). Les formes à fleurs doubles ont la préférence et les plantes à fleurs simples sont donc systématiquement éliminées des cultures. La formation du tubercule est aussi très importante à considérer puisque sa valeur commerciale est fonction directe de ses dimensions et que la floraison est plus précoce et plus abondante chez des plantes provenant de gros tubercules que chez des plantes provenant de petits tubercules.

Bien que la tubérisation soit sensible à la température du sol, à l'apport de substances organiques, de nombreuses expériences ont montré qu'elle était encore influencée par d'autres facteurs beaucoup plus importants (169, 303, 304, 305). En effet, une meilleure tubérisation a été obtenue en procédant à l'élimination totale des fleurs et il a été constaté que l'action favorable de cette suppression est en rapport direct avec la fréquence de l'opération. D'autres essais ont montré également que la production de tubercules était meilleure si on ne laissait subsister qu'une seule tige sur la plante.

Les pieds de Bégonias , arrachés au cours de la deuxième quinzaine d'Octobre avant que les premières gelées ne les aient atteints , sont plantés côte à côte sous des chassis ; dans ces conditions , la végétation s'arrête et après deux à trois semaines , les tubercules se détachent facilement ; nettoyés et séchés , ils sont mis en repos dans un milieu sec de tourbe , de sable ou de terre de châtaigneraie , en serre froide .Au Printemps , les tubercules sont mis à germer sous cloche ou sous chassis , à une température de 12 à 15 degrés , sur de la terre de bruyère ou du sable sans être enterrés ; puis , quand les racines commencent à apparaître , on enfonce délicatement les tubercules dans la terre en laissant toutefois dégagée la région supérieure où se trouvent les bourgeons ; quand ceux-ci ont évolué en tiges , les plantes sont mises sous chassis dans la terre de bruyère à une température plus élevée (15 à 18 degrés), assez espacées les unes des autres pour qu'elles puissent se développer convenablement . L'enracinement est favorisé en maintenant les chassis fermés et ombragés . La mise en pleine terre définitive des Bégonias a lieu au début du mois de Juin .

Dans les établissements horticoles , les tubercules sont , pour la plupart , destinés à l'exportation .La période d'arrachage se prolonge alors jusqu'au début Novembre car des expériences ont montré que " la production de tubercules de grandes dimensions est d'autant plus abondante que les tubercules restent plus longtemps sur le champ" (168 ,170). Jusqu'en 1969 , les tubercules arrachés à la main au moyen d'une petite fourche étaient placés dans des paniers pour être ensuite brossés sous jet d'eau pour éliminer la terre et les racines , puis séchés par une ventilation forcée . Mais , depuis ces deux dernières années , l'arrachage mécanique s'est révélé satisfaisant d'autant plus que l'appareil utilisé permet à la fois d'extraire les tubercules du sol et de les débarrasser de la terre qui les entoure . Séchés , les tubercules , triés à la main ou mécaniquement , puis calibrés , sont prêts à être livrés à l'exportation .

V.- CONCLUSION

Le genre *Begonia* eut donc une très longue histoire marquée par quelques dates importantes .

1649.-HERNANDEZ , médecin espagnol , signale une plante dont la description et le dessin correspondent à un Bégonia .

1690.- Création du genre *Begonia* par PLUMIER pour dénommer des plantes rares ramenées des Antilles et inconnues des Botanistes .

1700.- TOURNEFORT adopte le nom de *Begonia* et LINNE introduit la famille des Bégoniacées dans son "*Genera Plantarum*" .

1777.-Introduction en Europe du premier Bégonia , le *Begonia nitida* Ait. plante suffrutescente .

1828.- Introduction en Angleterre du *Begonia semperflorens* , souche des races utilisées dans la décoration des parcs et des jardins .

1847.- Apparition des premiers hybrides du *Begonia* .

1856.- Introduction en Europe du *Begonia Rex* à feuillage ornemental , qui , croisé avec d'autres espèces , donne naissance à des variétés au feuillage richement coloré .

1860-1864.- Introduction en Europe des Bégonias tubéreux dont les croisements ont donné naissance à la série des *Begonia tuberhybrida* .

1878.- Les fleurs des descendants du *Begonia boliviensis* présentent des phénomènes de duplicature .

1880.- Introduction du *Begonia socotrana* , souche des nombreux hybrides à floraison hivernale ; création de nombreuses races de Bégonias à fleurs doubles .

1884.- Création du *Begonia Gloire de Sceaux* hybride du *Begonia socotrana* et du *Begonia subpeltata* .

1890.- Apparition des hybrides du *Begonia semperflorens*.

1891.- Obtention par LEMOINE du *Begonia Gloire de Lorraine* hybride très florifère du *Begonia socotrana* et du *Begonia Dregei* et qui est à l'origine de races très recherchées .

1904.- Création des hybrides du *Begonia Rex* et du *Begonia cathayana* au feuillage brillant et richement coloré .

1924.- Création du *Begonia Charles Chevalier* hybride de Bégonias bambusiformes à fleurs pendantes .

1934.- Création du *Begonia Prince de Liège* autre hybride très florifère de Bégonias bambusiformes .

Beaucoup d'espèces ont disparu aujourd'hui , mais grâce à leurs qualités décoratives , les *Begonia tuberhybrida* , *Gloire de Lorraine* , *Begonia semperflorens* et *Begonia semperflorens gracilis* , adoptés par l'horticulture, font l'objet d'un commerce mondial . De nombreux établissements européens et américains se sont spécialisés dans la culture de ces plantes ornementales

et cherchent constamment à perfectionner l'une ou l'autre des variétés, à créer de nouveaux hybrides, qui pourraient une fois de plus attirer l'attention des collectionneurs.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le matériel sur lequel ont porté nos observations provenait de plantes cultivées à partir de tubercules ou de semis de graines.

Les tubercules sélectionnés par les Etablissements VILMORIN étaient placés, les uns, en pleine terre à la fin du mois de Mars dans le jardin expérimental du Laboratoire de Botanique Générale de la Faculté des Sciences de Nantes; les fleurs apparaissaient vers la mi-Juin et la floraison se poursuivait jusqu'aux premières gelées de Novembre. Nous avons cultivé d'autres tubercules dans des pots de terre placés dans des serres chaudes (20 à 25 degrés le jour, 15 à 18 degrés la nuit); dans ces conditions expérimentales, nous obtenons des fleurs toute l'année.

Grâce à la pratique de la fécondation artificielle, nous avons obtenu des graines qui ont été semées dans du terreau de feuilles finement tamisé; les jeunes germinations, à l'apparition de la première feuille, étaient repiquées dans le même substrat puis transplantées dans des pots de terre placés dans les serres. Dans ces conditions, les fleurs apparaissent six mois environ après la germination, et, là encore, la floraison se poursuit toute l'année.

Enfin, nous avons étudié des fleurs provenant de plantes généreusement fournies par Monsieur J. HAEGEMAN, Chef de Travaux à la Station de Recherches de l'Etat pour l'amélioration des Plantes ornementales de Melle en Belgique.

Certains lots de plantes ont été soumis à des photopériodes anormales, en serre chaude; les résultats les plus intéressants proviennent d'un éclaircissement quotidien de 18 heures ou encore d'un éclaircissement continu.

Le matériel vivant était toujours soumis à un examen préliminaire au moment de la récolte; les échantillons, soigneusement classés et étiquetés, étaient conservés dans l'alcool à 50°C pour être étudiés ultérieurement. Les dissections florales ont été pratiquées à l'oeil nu ou au moyen du stéréomicroscope ZEISS (grossissements: 6, 10, 16, 25, 40); les diagrammes ont été

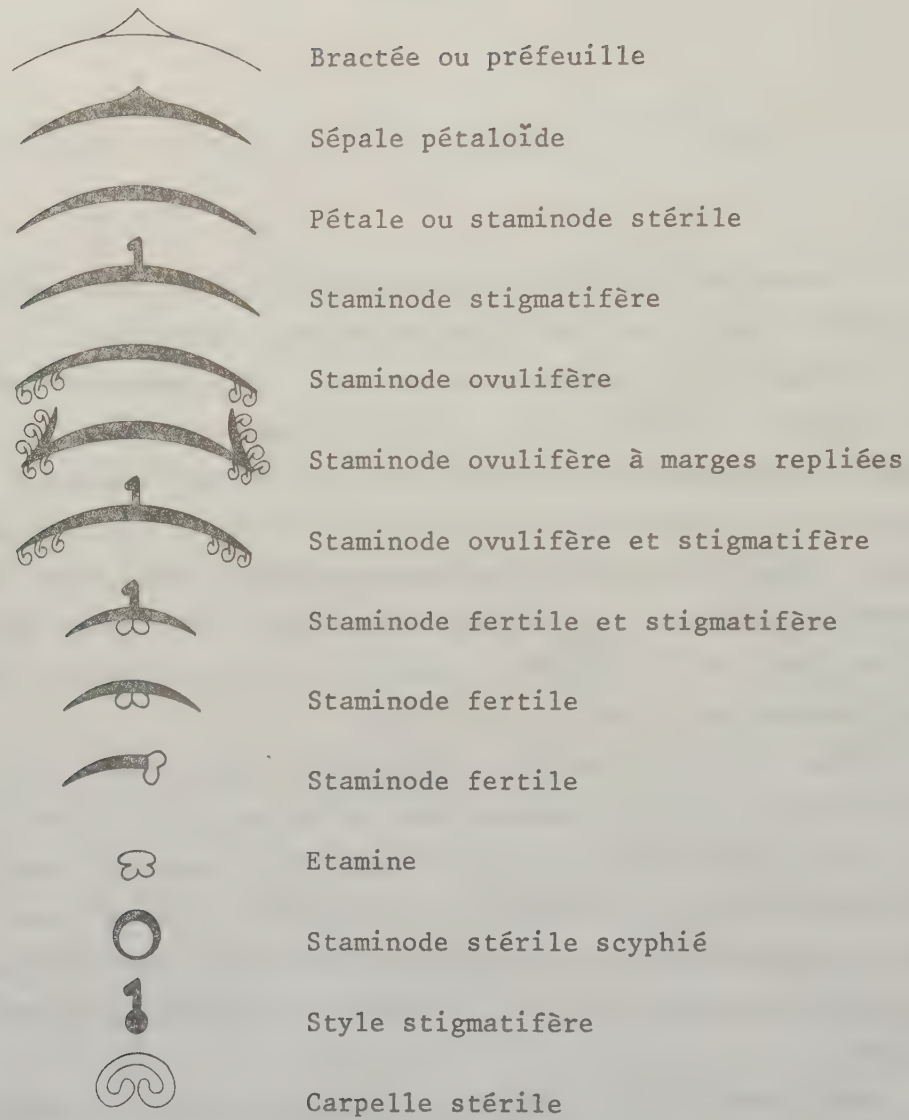


Fig.1.- Signes conventionnels utilisés dans les diagrammes floraux.

DEUXIEME PARTIE

LA PLANTE NORMALE

CHAPITRE I

POSITION SYSTEMATIQUE

Le Bégonia tubéreux, *Begonia tuberhybrida* Voss, appartient à la famille des Bégoniacées dont la position systématique a soulevé de nombreuses controverses.

Placée par PAYER (256) entre les Aristoloches et les Cucurbitacées, la famille des Bégoniacées a été réunie par LINDLEY (207) avec les deux autres familles dans l'ordre des CUCURBITALES.

DE CANDOLLE (97) place la famille des Bégoniacées dans l'ordre des CALYCIFLORES avec d'autres Polypétales à ovaires infères, à côté des Euphorbiacées; EICHLER (122) les classe également dans la série des CALYCIFLORAE avec les Passifloracées, Papayacées, Turnéracées, Loasacées et Datiscacées.

BENTHAM et HOOKER (29), puis beaucoup plus tard PULLE (265), introduisent les Bégoniacées dans l'ordre des PARIETALES; BESSEY (33) les inclut dans celui des LOASALES qui dériverait des ROSALES avec les Loasacées, Cucurbitacées, Turnéracées, Datiscacées et Ancistrocladacées.

HALLIER (174) crée l'ordre des PEPONIFERAE renfermant les Datiscacées, Bégoniacées, Cucurbitacées, et dérivant de l'ordre des PASSIONALES dans lequel il fait entrer les Passifloracées, Salicacées, Euphorbiacées, Turnéracées, Malsherbiacées, Flacourtiacées.

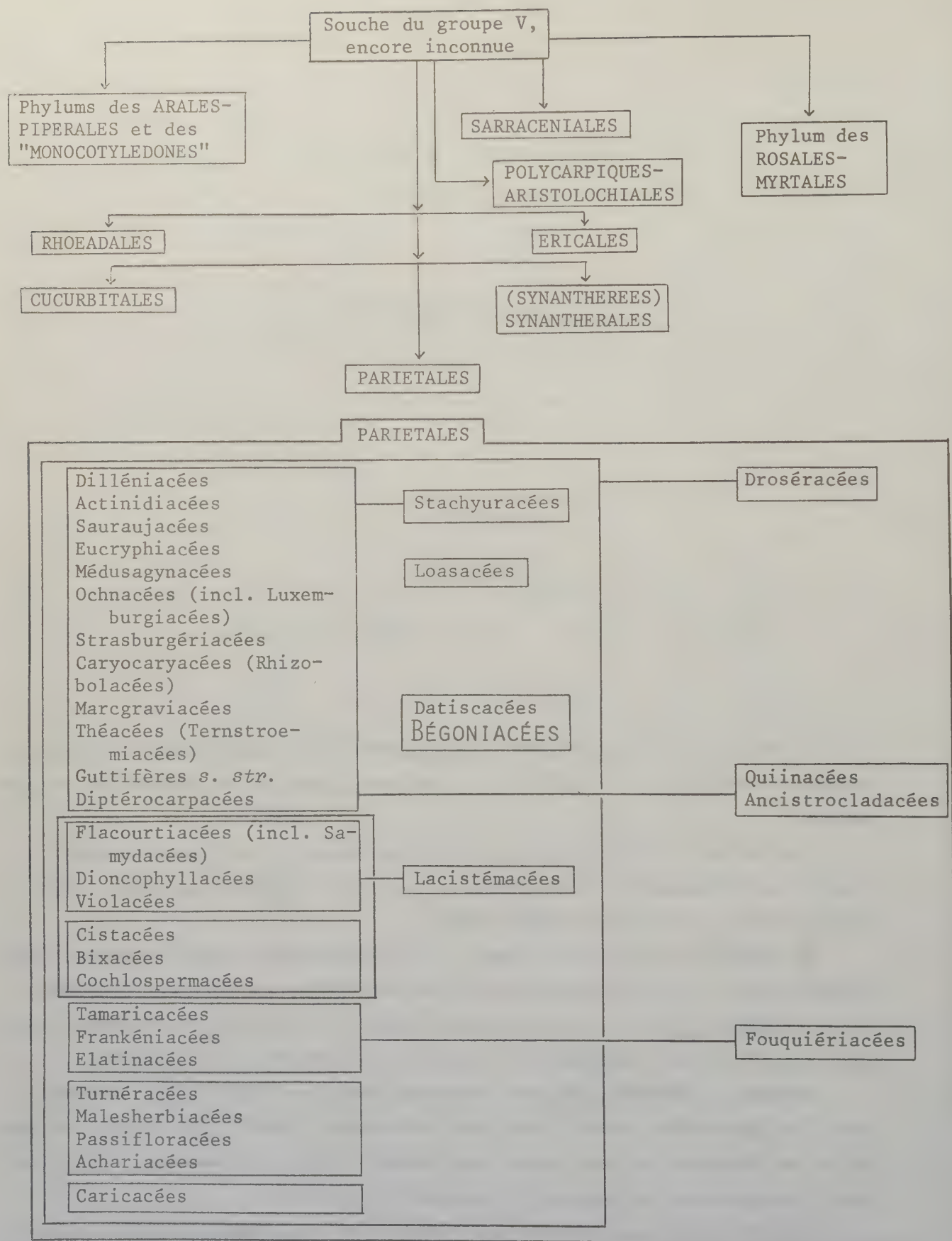


Fig.2.- Tableaux de classification dûs à EMBERGER (125).

VUILLEMIN (313), après une étude détaillée des Cucurbitacées, montre l'existence de nombreuses affinités entre cette famille et celle des Bégoniacées et des Aristolochiacées qu'il place avec les Datiscacées dans l'ordre des ARISTOLOCHINEES et dans la classe des Cytinales.

HUTCHINSON (186) fait entrer la famille des Bégoniacées, à côté des Cucurbitacées et des Datiscacées, dans l'ordre des CUCURBITALES qui dérive des PASSIFLORALES; ce point de vue a été confirmé par SOUEGES (291) à la suite de ses travaux sur l'embryogénie des Bégoniacées; selon cet auteur, le rapprochement de HUTCHINSON "paraît justifié puisque les Renonculacées, auxquelles s'apparenterait la Bryone, et les Crucifères avec lesquelles le *Begonia semperflorens* présente les plus étroits rapports, se rattachent, dans la classification périodique, au même mégarchétype et font partie du même groupe embryogénique".

ENGLER et DIELS (128) divisent l'ordre des PARIETALES en 10 sous-ordres et 31 familles, les Bégoniacées constituent l'unique famille du sous-ordre des Bégoniïnées; WETTSTEIN (316), puis RENDLE (267) adoptent cette classification mais RENDLE transfère les Datiscacées et les Bégoniacées dans l'ordre des CUCURBITALES avec les Cucurbitacées.

EMBERGER (125) place la famille des Bégoniacées à côté des Datiscacées et des Loasacées dans l'ordre des PARIETALES constituant avec les RHOEADALES et les SYNANTHERALES un phylum unique (Phylum V) appartenant au groupe V de souche encore inconnue (voir Tableaux de classification , fig.2).

La famille des Bégoniacées renferme 5 genres et 900 espèces habitant les zones chaudes du globe; ce sont des plantes monoïques d'aspect extrêmement variable: herbacées, rarement ligneuses, bulbeuses; certaines sont grimpantes, d'autres épiphytes. Les tiges, généralement crassulescentes portent des feuilles simples, alternes, stipulées et des fleurs unisexuées groupées en une inflorescence simple, le dichasium. Le périanthe est pétaloïde; les fleurs mâles renferment de nombreuses étamines et les fleurs femelles possèdent un gynécée tricarpellé à ovaires infères renfermant de nombreux ovules anatropes insérés sur des placentas lobés.

Les 5 genres diffèrent entre eux par les caractères du périanthe et du gynécée.

- *Hillebrandia* renferme une seule espèce caractérisée par un périanthe de 10 pièces disposées sur 2 verticilles alternes; les fleurs femelles possèdent des ovaires semi-infères.

- *Begonia* groupe 800 espèces caractérisées par un péricorolle simple de 4 à 5 pièces pétaloïdes et des ovaires entièrement infères.
- *Semibegoniella* renferme 3 espèces; les pièces péricorolaires sont unies entre elles chez les fleurs mâles, libres chez les fleurs femelles.
- *Begoniella* groupe aussi 3 espèces dont le péricorolle double est concrescent comme dans les fleurs mâles du genre précédent.
- *Symbegonia* possède une seule espèce (Nouvelle Guinée).

Le *Begonia*, dont l'étude de certaines espèces fait l'objet de ce travail, est un genre très développé. Au 18^{ème} siècle, LINNÉ n'en connaissait qu'une espèce, mais, depuis, le nombre d'espèces décrites a considérablement augmenté. Ce sont, pour la plupart, des espèces cultivées à partir desquelles ont été créées de nombreuses variétés horticoles et la taxinomie du genre est devenue difficile car peu de plantes ont montré autant de variations que le genre *Begonia*.

Les premiers taxinomistes ont essayé de résoudre le problème en scindant le genre. C'est ainsi que GAUDICHAUD (135) créa un genre nouveau, *Meziera*, pour les Bégonias à placentation pariétale. Plus tard, LINDLEY (207) désigna sous le nom d'*Eupatelum* les espèces ayant "des fleurs à 4 lobes" et *Dipoclinium* celles ayant des placentas divisés; ces genres furent d'ailleurs repris dans d'autres classifications.

KLOTZSCH (191) publia une monographie sur le genre *Begonia* dans laquelle il recensa 194 espèces; en se basant sur les caractères floraux, il subdivisa les Bégonias en 41 nouveaux genres répartis en 2 grands groupes: les *STEPHANOCARPAE* et les *GYMNOCARPAE*. La classification de KLOTZSCH eut un certain crédit auprès des systématiciens qui durent avoir recours, eux aussi, à de nombreuses subdivisions pour essayer de classer le genre *Begonia*; ils adoptèrent même certaines divisions de KLOTZSCH en tant que sections.

DE CANDOLLE (96), dans son Mémoire sur la famille des Bégoniacées, décrit 371 espèces dont 127 nouvelles et bien qu'il n'acceptât pas les groupes de KLOTZSCH, il les utilisa en tant que sections et en ajouta un certain nombre de nouvelles; il scinda même le genre *Begonia* en trois genres: *Casparya* comprenant 8 sections, *Begonia* subdivisé en 3 séries et renfermant 61 sections, *Meziera* groupant 2 sections. La classification est basée sur les caractères floraux et la forme des placentas; l'auteur fait toutefois remarquer que chez certaines espèces, on peut trouver les deux types de placentas.

BENTHAM et HOOKER (29) décrivirent le même nombre d'espèces mais réunirent

à nouveau les 3 genres de DE CANDOLLE en un seul genre *Begonia* qu'ils subdivisèrent en 9 séries.

BAILEY (24) réunit 400 espèces dans l'unique genre *Begonia*.

IRMSCHER (187) fit l'inventaire de 760 espèces environ et divisa le genre unique du *Begonia* en sections: sections africaines, sections asiatiques, sections américaines, sections américano-asiatiques.

LAWRENCE (194) puis EMBERGER (125) conservèrent le genre unique du *Begonia*.

Le *Begonia tuberhybrida* Voss renferme lui-même un certain nombre de variétés qui ont fait l'objet d'une classification succincte. Nous exposerons, dans ce travail, la classification utilisée à la Station de Recherches de l'Etat pour l'Amélioration des Plantes ornementales de Melle en Belgique et qui nous fut aimablement communiquée par Monsieur J. HAEGEMAN, Chef de Travaux dans cet établissement.

I.- BEGONIAS TUBEREUX A FLORAISON D'ETE

1) Grandes fleurs

a.- Fleurs simples

- pétales normaux: *Begonia tuberhybrida gigantea simplex* (8 couleurs: blanc, orange, jaune cuivré, jaune, rose, saumon, rouge foncé, écarlate);

- pétales frisés: *Begonia tuberhybrida gigantea crispa* (8 couleurs);

- pétales frisés marginés: *Begonia tuberhybrida gigantea crispa marginata* (2 couleurs: jaune, blanc et marges rouges);

- pétales à appendices en forme de crêtes: *Begonia tuberhybrida gigantea cristata* (8 couleurs);

b.- Fleurs doubles

- pétales normaux: *Begonia tuberhybrida gigantea duplex* (8 couleurs);

- pétales frisés: *Begonia tuberhybrida gigantea fimbriata* (8 couleurs);

- plantes à fleurs de Chrysanthèmes: *Begonia tuberhybrida pendula* (8 couleurs).

2) Petites fleurs

Bégonias multiflores qui renferment environ 30 variétés dénommées Ami

Jean Bard, La Madelon, Mme Hélène Harms, Splendeur des Tuileries, Gent's Ju-
weltje, Mme Richard Galle, Wilhelm Eysser, etc..

3) Fleurs intermédiaires

Bégonias *Maxima* (8 couleurs).

II.- BEGONIAS TUBEREUX A FLORAISON HIVERNALE

Hybrides provenant du *Begonia socotrana*.

Nos observations ont porté sur les fleurs du *Begonia tuberhybrida gigantea simplex*, du *Begonia gigantea duplex* et du *Begonia tuberhybrida maxima* à fleurs jaunes.

[illegible]

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE

I.- APPAREIL VEGETATIF

Vivace par son tubercule , le *Begonia tuberhybrida* est une belle plante ornementale qui peut atteindre 50 à 80 cm de hauteur .

A.-TIGE

La tige , plus ou moins épaisse, est crassulescente et peu ramifiée ;

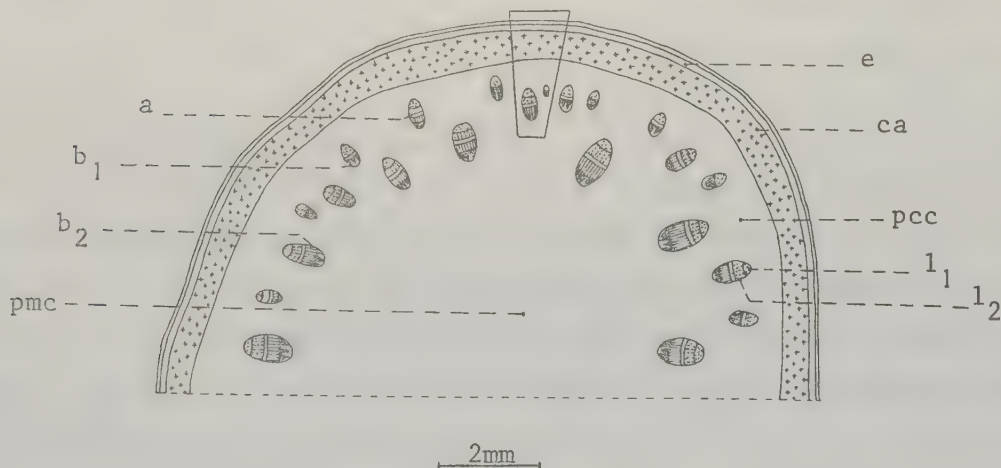


Fig.3.-Structure histologique de la tige normale. e,épiderme cutinisé; ca, collenchyme angulaire; pcc, parenchyme cortical cellulosique; l₁ et l₂ , liber primaire et secondaire; a, assise génératrice libéro-ligneuse; b₁ et b₂ , bois primaire et secondaire; pmc, parenchyme médullaire cellulosique.

quand ils existent , les rameaux latéraux sont réduits . La section de la tige est subcirculaire (fig.3); l'épiderme , formé de cellules isodiamétriques, recouvert d'une très fine cuticule , porte des poils pluricellulaires lorsque la tige est jeune; la tige âgée est glabre ; l'épiderme limite un parenchyme cortical cellulosique dont les cellules polygonales sont séparées par des méats de taille variable ; les 4 assises externes sont

légèrement collenchymateuses (*fig.4*). Le système conducteur est constitué d'un grand nombre de faisceaux libéro-ligneux d'importance inégale, dis-



Fig.4.-Détail d'un secteur de tige normale.

posés très irrégulièrement sur deux cercles concentriques, les plus gros se trouvant toutefois sur le cercle interne. Le cambium réduit aux faisceaux, a une activité peu importante et les formations secondaires ne sont localisées qu'au niveau des plus gros d'entre eux; les pôles ligneux sont noyés au sein d'un parenchyme ligneux cellulosique. La moelle, cellulosique aussi, est constituée de grandes cellules polygonales séparées par des méats; dans les tiges âgées, elle prend une importance considérable et refoule les cordons vasculaires

vers la périphérie; de plus, elle se colore en rose ou en rouge vineux. Dissemminés dans les cellules des parenchymes cortical et médullaire, les grains d'amidon sont très abondants au niveau de 3 à 5 cellules coiffant les faisceaux libéro-ligneux; on observe également quelques plaquettes prismatiques d'oxalate de calcium dans le cortex et la moelle.

Les feuilles sont insérées aux noeuds, marqués par un très léger renflement de la tige à leur niveau (*fig.5*). Les entre-noeuds ont une longueur variant de 1,5 à 2,8 cm dans les petites tiges, de 2,4 à 3,6 cm dans les longues tiges; mais dans les deux cas, leur longueur présente toujours un maximum de 4 à 4,5 cm entre les 6ème et 8ème noeuds. Les rameaux latéraux, très courts, ne portent que 3 ou 4 feuilles, l'entre-noeud basal étant généralement le plus long (3,2 à 3,7cm).

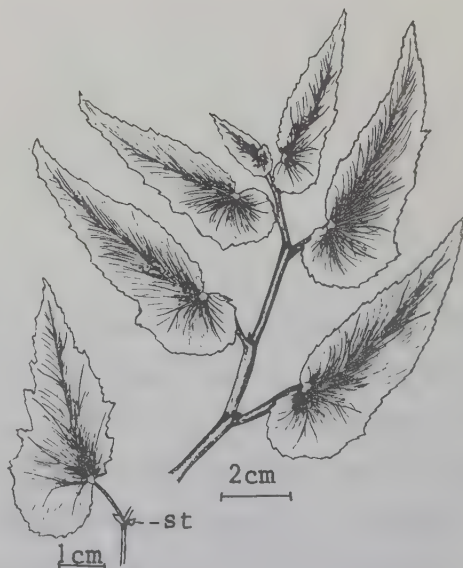
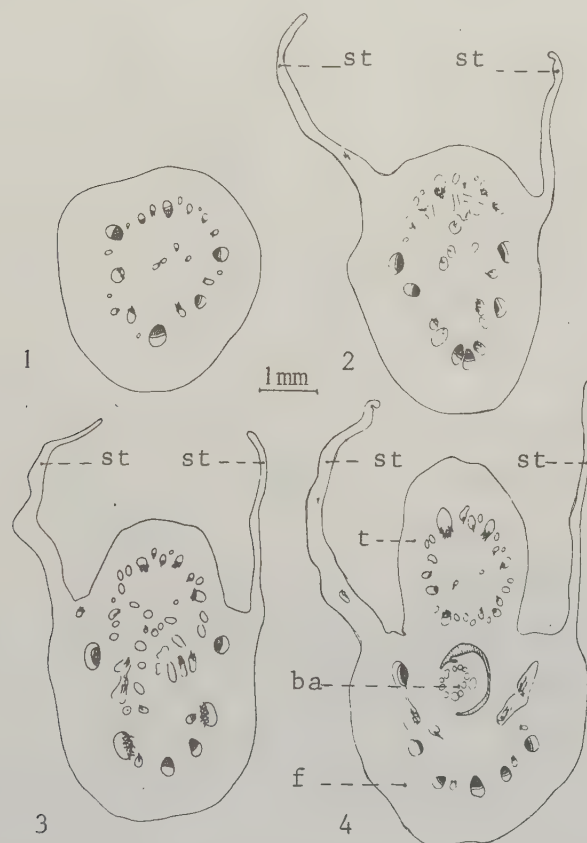


Fig.5.-Disposition des feuilles sur la tige; st, stipule .

Au niveau des noeuds, la structure anatomique de la tige est quelque peu perturbée. Des faisceaux libéro-ligneux, provenant de la division des faisceaux périphériques de la tige, migrent dans la moelle, et l'ensemble du système vasculaire subit des remaniements pour assurer l'irrigation de la tige, de la feuille et de son bourgeon axillaire (*fig.6*). Les faisceaux périphériques se divisent en deux groupes. Les cordons vasculaires du premier



groupe et une partie des faisceaux centraux se réunissent sur un cercle régulier et l'ensemble assure l'irrigation de la tige dans l'entre-noeud suivant; ceux du deuxième groupe et une autre partie des faisceaux centraux se réunissent également, se disposent en croissant et constituent la vascularisation du pétiole de la feuille. Enfin le reste des faisceaux centraux se dispose régulièrement et assure l'irrigation du bourgeon axillaire.

Fig.6.-Coupes transversales sériées de la tige au niveau d'un noeud mettant en évidence la division des faisceaux libéro-ligneux et leur répartition dans la tige (t), la feuille (f) et le bourgeon axillaire (ba); st, stipule.

B.-FEUILLE

Les feuilles sont alternes, disposées selon la formule phyllotaxique $1/2$, un angle de 180 degrés séparant deux feuilles successives; sur certaines tiges, les deux séries de feuilles se rapprochent l'une de l'autre jusqu'à former un angle de 90 degrés si bien que l'on observe deux faces bien nettes sur la tige, une face ventrale portant les feuilles et une face dorsale aphyllée; ce phénomène est particulièrement frappant chez les espèces à tiges très longues

de large diamètre qui s'accroissent en se posant horizontalement sur le sol, sur la face dépourvue de feuilles. SACHS (274) avait déjà signalé le fait chez des Bégonias appartenant à d'autres sections, le *Begonia ricinifolia* et le *Begonia macrophylla* classés parmi les Bégonias rhizomateux rampants. Plus récemment, RINGE (269) a montré que la disposition distique particulière des

feuilles caractérise plusieurs espèces de *Begonia*, en particulier le *Begonia incana*. LOISEAU (210) décrit de semblables modifications chez d'autres Angiospermes telles que les Cupulifères, le Tilleul, l'Orme, certaines RANALLES ligneuses ainsi que chez diverses Fougères; pour cet auteur, cette disposition nouvelle des feuilles est la disposition plagiotrope distique.

L'axe principal et les rameaux latéraux se terminent chacun par un bourgeon apical et des coupes sériées de ce bourgeon montrent bien, chez les tiges à large section, le déplacement des feuilles se rapprochant l'une vers l'autre mais naissant, dans chaque série, l'une au-dessus de l'autre (fig. 7).

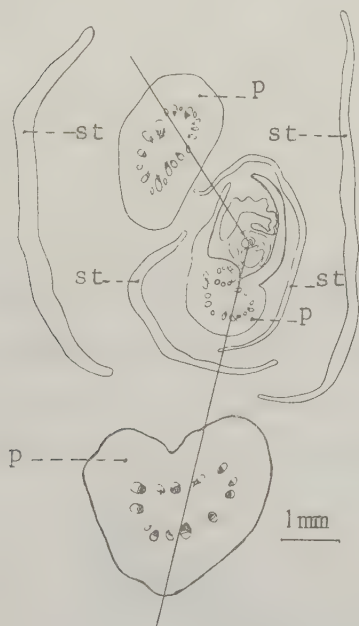


Fig. 7.-Coupe transversale d'un bourgeon apical montrant l'insertion des feuilles sur 2 orthostiques formant un angle inférieur à 180°; st, stipule; p, pétiole.

Les feuilles, munies de stipules caduques, sont pétiolées (fig. 8). Le limbe pouvant atteindre 20 cm de longueur, simple et asymétrique par la présence d'un lobe basal plus développé en forme d'oreillette, est irrégulièrement denté; ces dents inégales se prolongent en un poil pluricellulaire analogue à ceux qui recouvrent très inégalement la surface limbaire. La nervation est palmée, asymétrique; une

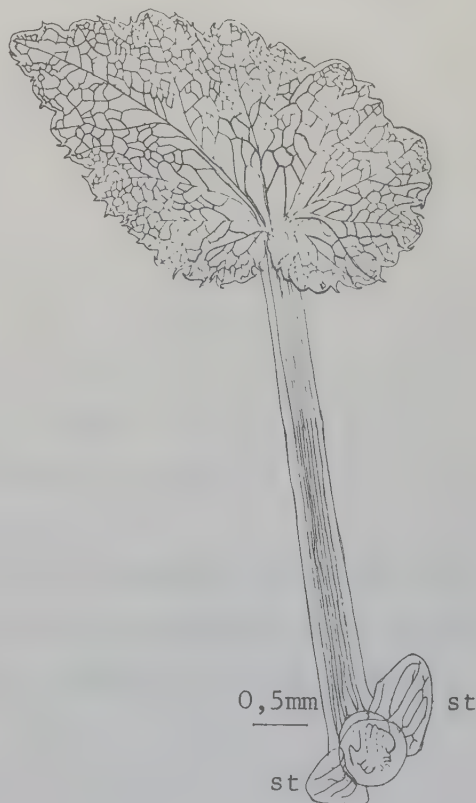


Fig. 8.-Feuille normale à nervation palmée, asymétrique.

nervure , plus longue que les autres (nervure principale?), partage le limbe en deux parties inégales et se ramifie; à la base du limbe, au point d'insertion du pétiole, plusieurs nervures s'irradient en se ramifiant abondamment; en outre, deux ou trois nervures et leurs ramifications irriguent l'oreillette. Au niveau des dents marginales, peuvent se trouver des hydathodes sous lesquels se termine l'extrémité ramifiée d'une nervure.

Les stipules caduques sont parcourues par des ramifications latérales issues de deux faisceaux conducteurs périphériques du pétiole.

La structure histologique du limbe (*fig.9*) révèle l'hétérogénéité des tissus foliaires. L'épiderme adaxial est formé de cellules presque isodiamétriques, plus grandes que celles qui constituent l'épiderme abaxial où sont localisés les stomates; ils sont du type anisocytique ou type cellulaire inégal, c'est-à-dire que "les stomates adultes sont entourés de trois cellules dont une est nettement plus petite que les deux autres" (METCALFE et CHALK, 221, BOUREAU, 40). Un hypoderme uni-, bi- ou trisériel tend à disparaître vers

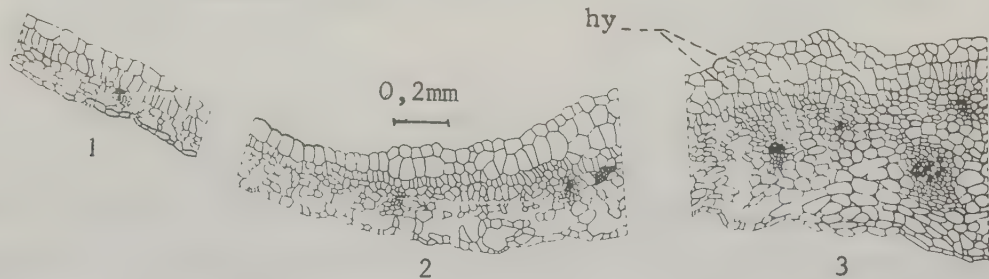


Fig.9.- Structure histologique du limbe: 1'hypoderme (hy), plurisériel au niveau des nervures "principales" (3), unisériel dans le reste du limbe (2), est absent dans les régions marginales.

les marges foliaires. Le mésophylle est hétérogène; sous l'épiderme adaxial et l'hypoderme, se trouve une assise de cellules en palissade, très riches en chloroplastes; l'épiderme abaxial limite un tissu lacuneux formé de petites cellules chlorophylliennes, séparées par de grandes lacunes; au niveau des nervures "principales" , le parenchyme lacuneux fait place à un tissu homogène dépourvu de plastides .

Le pétiole, plus ou moins court, muni d'une gouttière adaxiale, est parcouru par des faisceaux libéro-ligneux de taille inégale, entourés d'un parenchyme homogène , limité à la périphérie , par un tissu de soutien



Fig. 11. - Jeune germination âgée de 3 mois; le limbe des deux premières feuilles est symétrique.

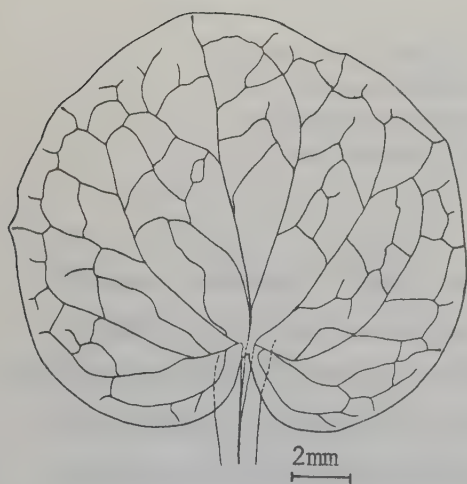


Fig. 12. - Première feuille: limbe entier cordiforme.

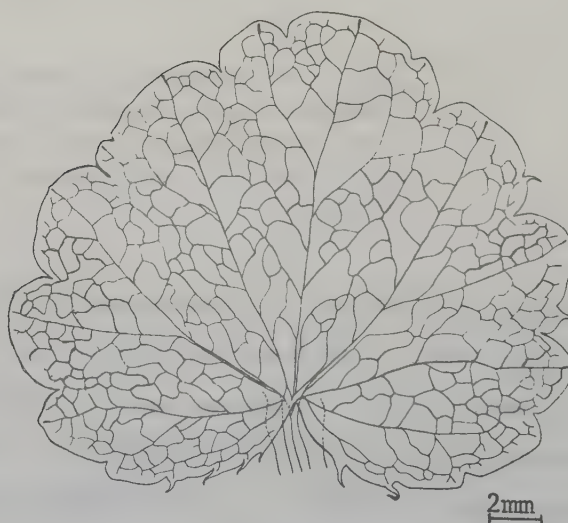


Fig. 13. - Deuxième feuille: limbe lobé.

collenchymateux (*fig.10*). On remarque la présence de nombreuses macles d'oxalate de calcium principalement au niveau du pétiole .

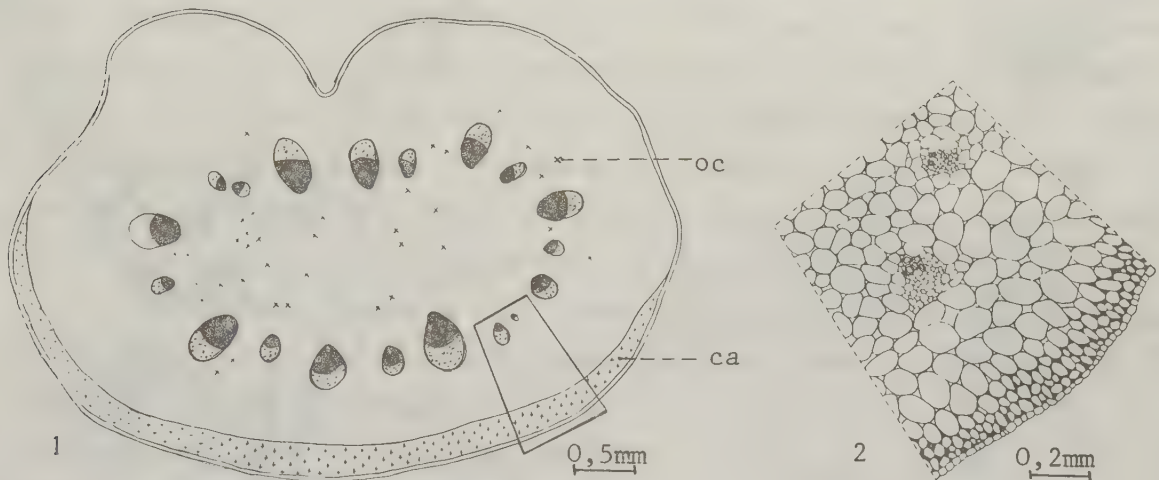


Fig.10.- 1, schéma de la coupe histologique du pétiole; 2, détail d'un secteur; ca, collenchyme angulaire; oc, oxalate de calcium .

L'observation des premiers stades de la germination montre que les 4 ou 5 premières feuilles ont un limbe rigoureusement symétrique (*fig.11*). La première feuille possède un limbe entier cordiforme (*fig.12*); la nervation palmée est réticulée mais le réseau de nervures secondaires est très lâche. La seconde feuille est encore symétrique (*fig.13*) mais le limbe possède autant de lobes qu'il y a de nervures "principales" et le réseau de nervures secondaires est très dense; les lobes marginaux de la base deviennent dentés. La troisième feuille est le plus souvent asymétrique et les lobes portent des petites dents plus nombreuses à la base qu'au sommet . La quatrième feuille et les suivantes sont asymétriques et caractéristiques du genre *Begonia*.

Dans son traité de Botanique , VAN TIEGHEM (308) affirme que " la formation du pétiole est toujours postérieure tout au moins à la première apparition du limbe , qu'il soulève en s'intercalant entre lui et la région basilaire de la feuille".Le fait est confirmé par l'observation d'une jeune germination de *Begonia* ou par celle d'un bourgeon axillaire ou terminal; les très jeunes feuilles ont déjà un limbe bien différencié alors que le pétiole est encore très court ou même absent.

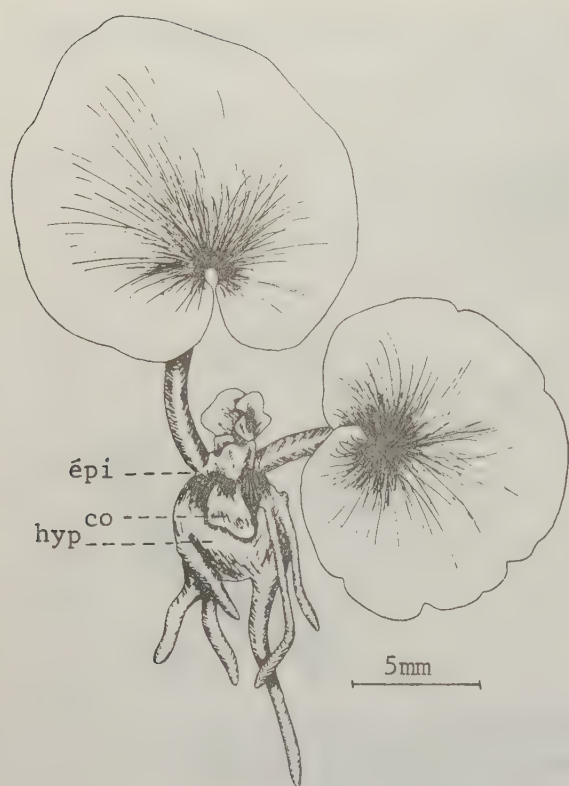


Fig. 14.— Jeune germination âgée de 3 mois et demi; la tubérisation s'est produite simultanément au niveau de l'hypocotyle (hyp) et de la base de l'épicotyle (épi); co, cotylédon.

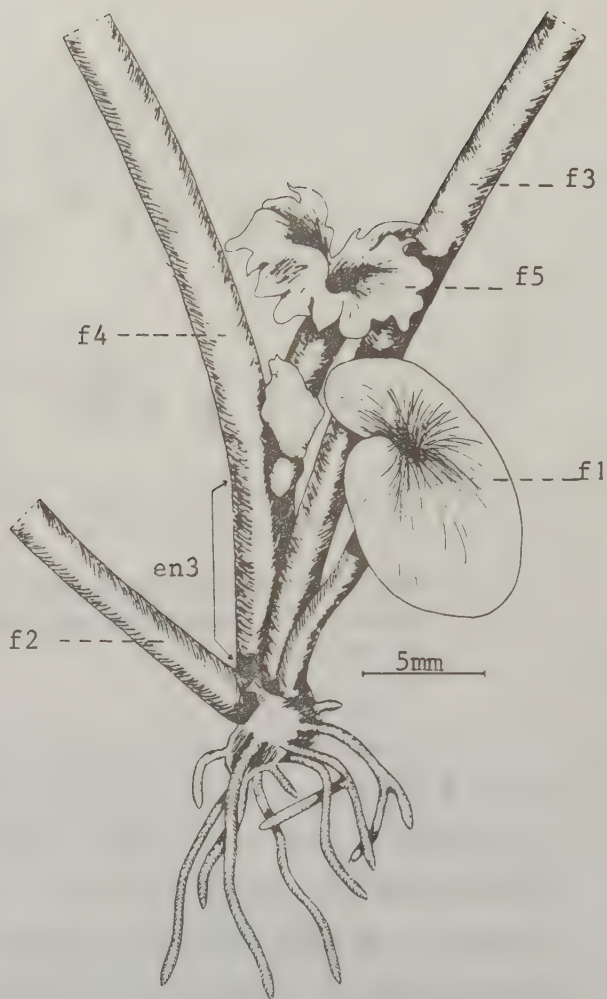


Fig. 15.— Plante âgée de 4 mois; l'hypocotyle est tubérisé; les 2 premiers entre-nœuds sont extrêmement courts; f, feuille; en, entre-nœud.

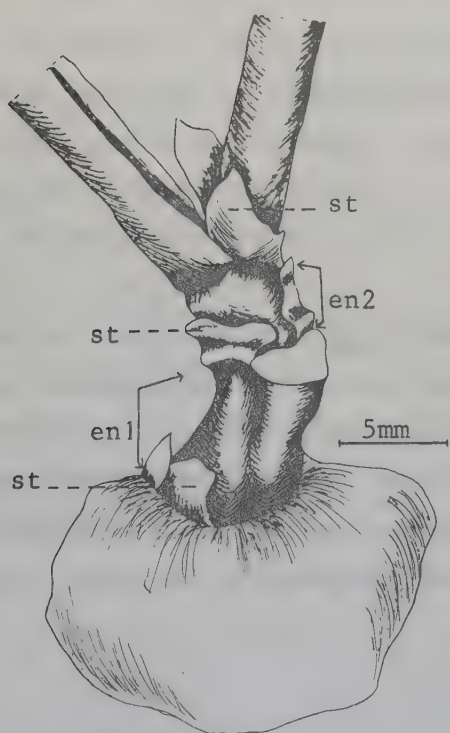


Fig. 16.— Plante âgée de 7 mois; l'hypocotyle a formé un volumineux tubercule et les 2 premiers entre-nœuds (en1 et en2) de l'épicotyle commencent à se tubériser; st, stipule.

C.-TUBERCULE

Cette belle plante ornementale est pérennante par son tubercule. Des études poursuivies pour l'industrie commerciale de ces plantes (167) ont montré qu'il est possible de distinguer 3 catégories différentes de tubercules; de forme subsphérique, les uns ont une face supérieure plane, les autres plus ou moins creuse, les troisièmes sont lenticulaires. Une étude statistique de morphologie et de mensuration des tubercules a conduit HAEGEMAN (167) à émettre l'hypothèse selon laquelle la forme de ces organes serait en relation avec la couleur et la forme de la fleur et qu'elle pourrait être considérée comme un caractère essentiel de détermination des races.

Le tubercule, recouvert d'un chevelu de fines racines adventives dans sa région inférieure, a une origine hétérogène. Il provient, en effet, de la dilatation de l'axe hypocotylé (fig.14) et des premiers entre-nœuds de l'épicotyle qui cessent de s'allonger. Le même processus a été observé chez le *Begonia semperflorens* (288). La tubérisation de l'hypocotyle et de la base de la tige peut avoir lieu simultanément si bien que les 3 premières feuilles semblent insérées sur le tubercule sur lequel subsistent parfois les cotylédons et dont on ne distingue pas l'origine mixte. Dans d'autres cas, la tubérisation des entre-nœuds s'opère après celle de l'axe hypocotylé (fig.15) si bien que les entre-nœuds s'allongent un peu avant de s'épaissir; on observe encore parfois, au sommet de l'hypocotyle, les stipules (st) de la première feuille (fig.16).

La structure histologique d'un tubercule (fig.17) montre, à côté du système conducteur appartenant à l'axe feuillé, un grand nombre de petits éléments libéro-ligneux disséminés dans un abondant parenchyme dont les cellules

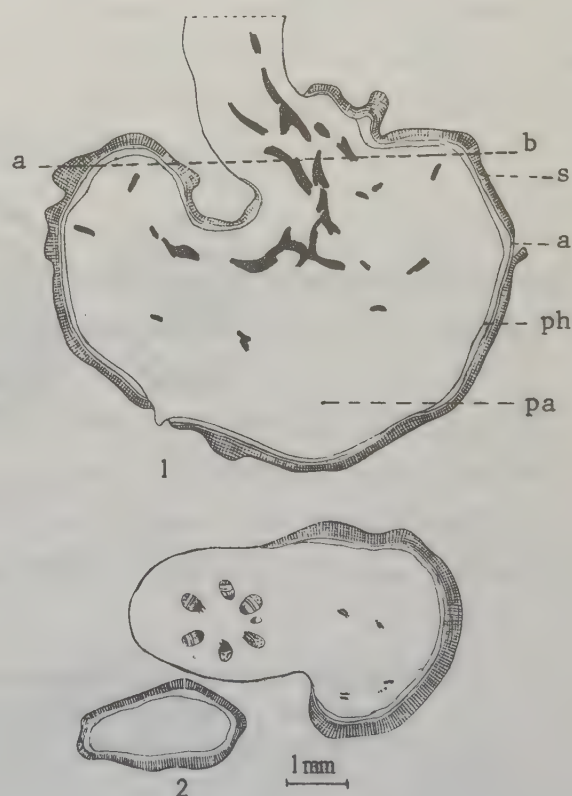


Fig.17.- Coupes histologiques d'un tubercule; 1, coupe longitudinale; 2, coupe transversale suivant ab; s, suber; a, assise génératrice subérophel-lodermique; ph, phelloderme; pa, parenchyme amylofère.

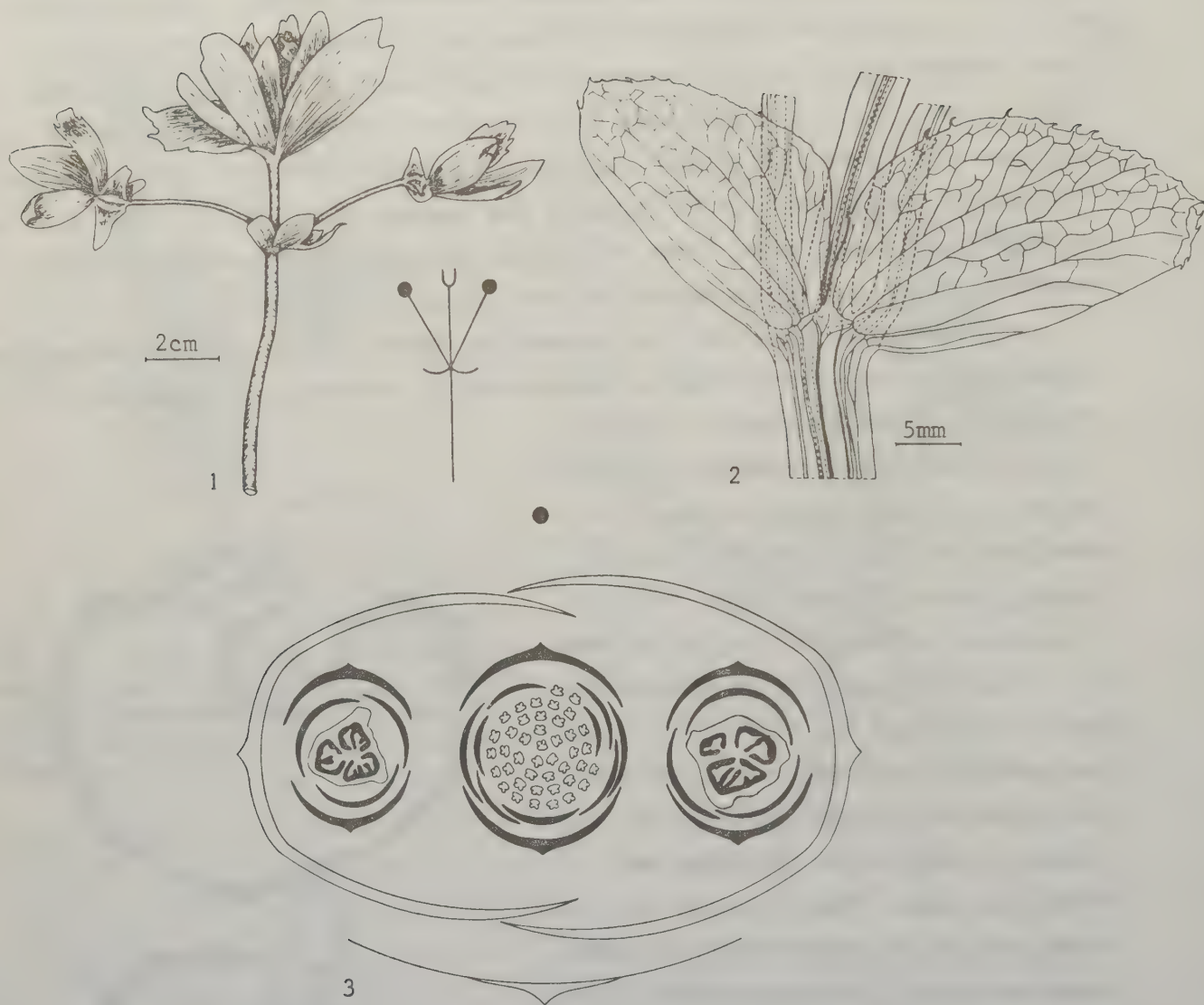


Fig.19.- 1,inflorescence normale; 2, détail de l'irrigation de l'axe inflorescentiel , des bractées et des pédoncules floraux; 3, diagramme .

arrondies, séparées par des méats, renferment un grand nombre de grains d'amidon légèrement discoïdes. Le parenchyme amylofère est limité extérieurement par une épaisse couche de tissus secondaires constitués de phelloderme et de suber qui s'exfolie lorsqu'il devient trop épais.

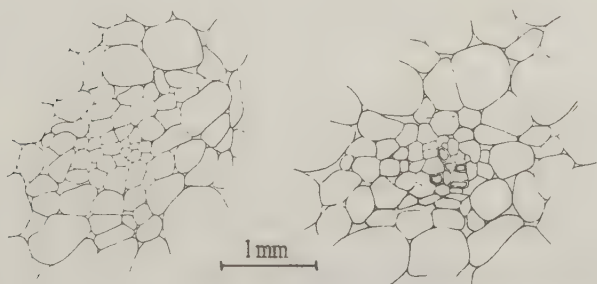


Fig. 18.- Coupe histologique d'un tubercule; détail montrant la formation du tissu vasculaire d'une racine adventive.

Les abondantes petites racines adventives naissant sur le tubercule prennent leur origine à partir de certaines cellules du parenchyme qui se divisent et forment un petit massif circulaire de procambium entouré par les cellules amylofères (fig. 18); au sein de ce massif, se différencient des éléments libériens et ligneux qui progressent vers la périphérie du tubercule et s'en détachent; une racine est née.

II.- INFLORESCENCE

Les premières inflorescences prennent naissance à l'aisselle de la 5ème ou de la 6ème feuille; à l'état de jeunes bourgeons, elles sont protégées par les stipules de la feuille axillante.

L'inflorescence normale (fig. 19, 1 et 3) est un dichasium constitué de trois fleurs (une fleur médiane mâle portée par un pédoncule à la base duquel se trouvent ses deux préfeuilles axillant chacune une fleur femelle); les deux préfeuilles (fig. 19, 2), le plus souvent inégales, à limbe arrondi, denté, à nervation parallèle à la base et devenant réticulée vers le sommet (fig. 20) ont la même texture que les stipules foliaires.

Le pédoncule de l'inflorescence, de section circulaire, renferme de 16 à 19 faisceaux libéro-ligneux de taille inégale disposés sur un seul cercle; la plupart d'entre eux émettent une

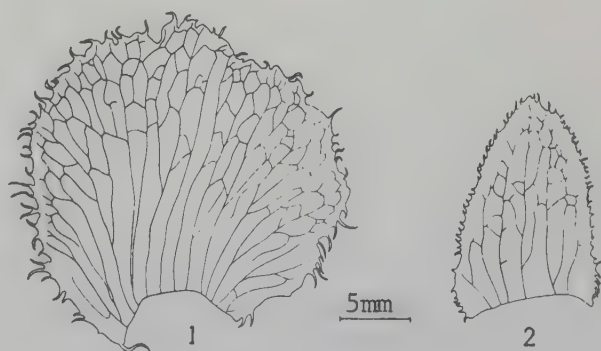


Fig. 20.- 1, bractée d'inflorescence; 2, stipule foliaire.

ramification responsable de l'irrigation des bractées . En même temps , l'ensemble du système vasculaire s'organise en 3 groupes : au centre , un groupe de 12 faisceaux pénètre dans le pédoncule de la fleur mâle , les deux groupes latéraux de 8 à 10 faisceaux assurent la vascularisation des pédoncules des fleurs femelles (*fig.19,2*).

III.- FLEUR

Les fleurs, inodores, blanches ou brillamment colorées , sont unisexuées; les plantes sont monoïques.

Le périanthe n'est pas différencié en calice et corolle; toutefois, on peut observer deux pièces antéro-postérieures (*fig.21,1*) très larges recouvrant deux pièces latérales plus étroites (*fig.21,2*); les nervures, parallèles à la base, se ramifient légèrement vers la région apicale; leur structure anatomique est analogue (*fig.21,3*). L'épiderme adaxial, constitué de cellules coniques, est brillamment coloré par les pigments anthocyaniques ; il limite un mésophylle incolore dont les cellules , petites du côté adaxial et très grandes du côté abaxial , renferment de rares grains d'amidon et quelques cristaux prismatiques d'oxalate de calcium . L'épiderme abaxial, formé de cellules isodiamétriques, colorées également,est parfois interrompu par de rares stomates .

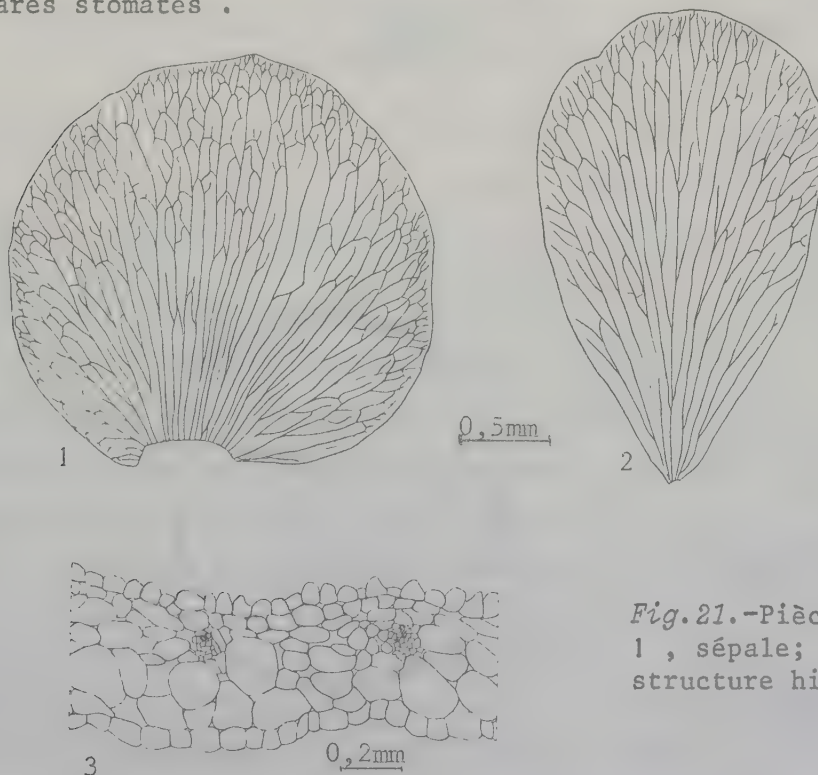


Fig.21.-Pièces périanthaires;
1 , sépale; 2, pétale; 3,
structure histologique .

Fig.22.-Coupe longitudinale d'une fleur mâle mettant en évidence la forme conique du réceptacle .

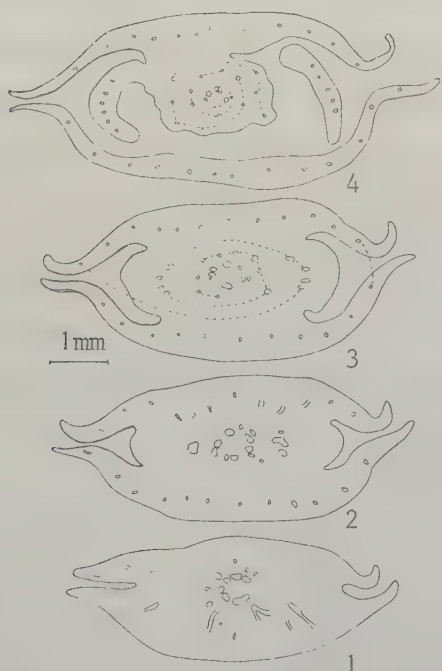
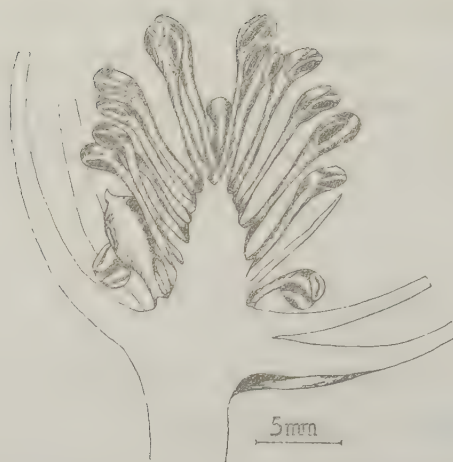
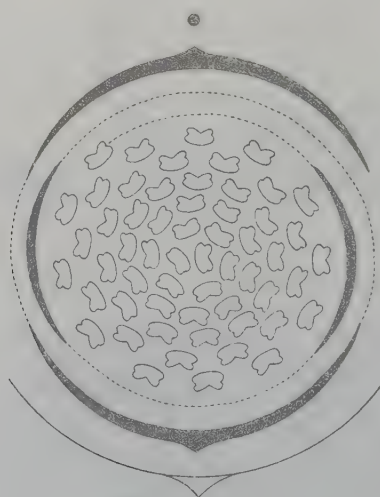


Fig.23.-Coupes transversales sériees du réceptacle floral de la fleur mâle mettant en évidence la disposition spiralée des faisceaux libéro-ligneux des pièces périnthaires et des étamines ; 1 et 2 , les deux pièces périnthaires externes s'individualisent; 3, la vascularisation des deux pièces internes est amorcée; 4,irrigation des étamines .

Fig.24.- Diagramme de la fleur mâle montrant son caractère acyclique.



A.-FLEUR MÂLE

Chez les fleurs mâles, l'androcée est formé d'un grand nombre d'étamines insérées sur un réceptacle convexe, devenant parfois conique (*fig.22*). Des coupes sériées du réceptacle montrent que les pièces mâles ne sont pas disposées sur des verticilles mais sur une spirale (*fig.23*) qui d'ailleurs intéresse aussi les pièces périanthaires: la fleur mâle est donc une véritable fleur acyclique (*fig.24*).



Fig.25.— Etamine normale; 1, face abaxiale; 2, face adaxiale.

L'étamine courte est formée d'un filet grêle, élargi au niveau de l'anthère en un connectif épais; l'anthère comprend quatre sacs polliniques (la déhiscence est extrorse); une unique nervure (*fig.25*) provenant du réceptacle convexe se ramifie dès la base en deux rameaux latéraux irriguant chacun un sac pollinique (lame abaxiale de l'anthère); au niveau du connectif, la ramification devient plus abondante et certains rameaux secondaires issus de la "nervure" médiane participent à l'irrigation des sacs adaxiaux, les

autres se perdent dans les tissus de la région apicale du connectif.

Des coupes sériées de l'anthère jeune mettent en évidence la présence de quatre sacs bien individualisés (*fig.26,1*), la nervure médiane et ses deux ramifications latérales; dans l'anthère mûre, les sacs polliniques de chaque paire ont fusionné en une loge (*fig.26,2*); l'orientation inverse des faisceaux libéro-ligneux de part et d'autre de la nervure médiane révèle le caractère diplophylle de cette pièce dans laquelle les lames dorsale et ventrale se terminent chacune par un sac pollinique.

La déhiscence extrorse de l'anthère s'opère grâce à une assise mécanique formée d'une seule couche de

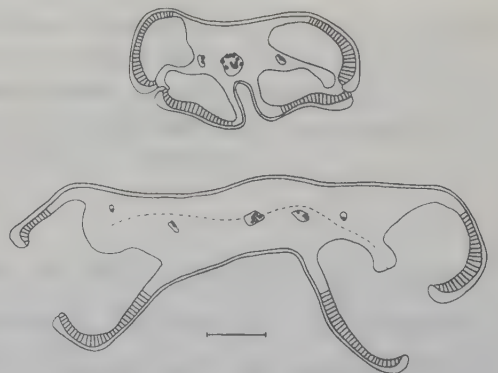


Fig.26.— Coupes histologiques de l'anthère jeune (1) et de l'anthère mûre (2).



Fig. 28.— La fleur femelle. 1, fleur entière; 2, trois pièces du périanthe ont été enlevées pour mettre en évidence les styles et les stigmates; 3, coupe transversale au niveau des ovaires montrant les nombreux ovules en placentation pariétale axile.

cellules rectangulaires dont les parois présentent des épaississements ligni-

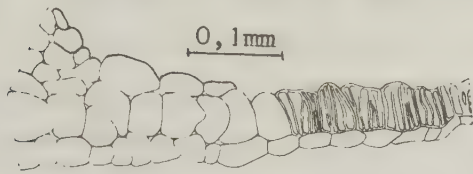


Fig. 27.- Assise mécanique de l'étamine.

fiés (fig. 27). Seuls les éléments cellulaires du connectif renferment des grains d'amidon au voisinage du faisceau libéro-ligneux.

B.-FLEUR FEMELLE

Axillée par une bractée, la fleur femelle est caractéristique; son péricarpe, brillamment coloré, est constitué de quatre ou cinq pièces, les deux pièces externes recouvrant les autres; la préfloraison est alors quinconciale (fig. 28, 1). Le gynécée volumineux est tricarpellé; les ovaires, infères, unis entre eux, se prolongent dorsalement par une aile plus ou moins longue, qui manque parfois, verte ou colorée en rouge par des pigments anthocyaniques (fig. 28, 2). Les styles, libres ou légèrement unis à la base, sont surmontés de stigmates bifides dont les branches, enroulées en spirale, sont bordées, sur leurs marges, de nombreuses papilles jaunes. Une coupe transversale des ovaires montre l'existence de 3 loges renfermant chacune un placenta bifide sur lequel sont insérés de très nombreux ovules (fig. 28, 3).

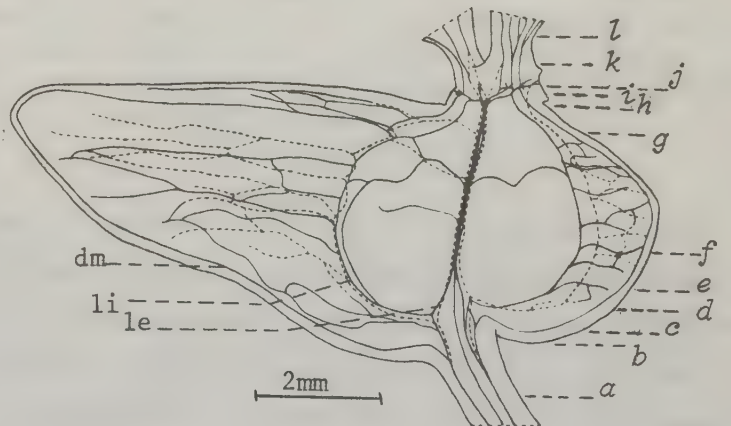
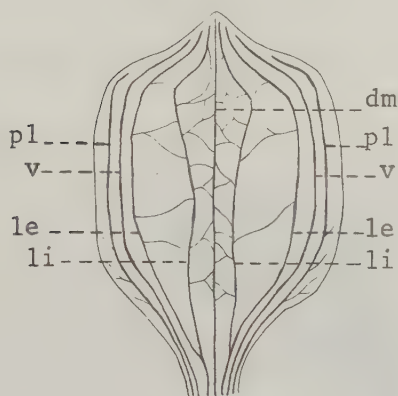


Fig. 29.- Gynécée montrant les principaux faisceaux libéro-ligneux innervant la paroi ovarienne; dm, faisceau dorsal médian; le, faisceau latéral externe; li, faisceau latéral interne.

L'irrigation de ce gynécée est complexe: un unique cordon vasculaire, issu du pédoncule de la fleur, suit dorsalement le contour de l'aile pour rejoindre ensuite la région centrale du gynécée (columelle). Ce cordon (fig. 29) que, nous inspirant de la terminologie de GAUTHIER (137), nous appellerons faisceau dorsal médian (dm), est uni par des anastomoses à 2 cordons (faisceaux latéraux internes, li,) issus du pédoncule de la fleur et parcourant la paroi ovarienne dans sa région dorsale (base de l'aile), à la limite de la loge.

Ces faisceaux latéraux internes, au sommet de l'ovaire, envoient chacun un diverticule vers le style et vont rejoindre deux autres nervures (que nous appellerons faisceaux latéraux externes, le), unies à la base aux faisceaux li, et marquant la ligne de suture de deux carpelles adjacents. Par transparence, on peut caractériser la columelle irriguée par les faisceaux issus du pédoncule. On pourrait donc représenter la nervation d'un carpelle isolé de la façon suivante (*fig.30*): une unique nervure médiane (dm) accompagnée d'une série de nervures symétriques (li, le et les nervures v et pl de la columelle); cette représentation met



déjà en évidence la nature foliaire du carpelle, replié le long du faisceau dm pour constituer l'aile dans laquelle sont inclus les 2 faisceaux li; puis,

Fig.30. - Représentation schématique d'un carpelle ouvert et aplati permettant de remarquer la nervation particulière de cet organe; mêmes symboles que dans la figure précédente; pl, faisceau placentaire; v, faisceau ventral.

les 2 parties symétriques du limbe s'écartent pour limiter la loge ovarienne jusqu'au niveau des faisceaux le; ces derniers s'unissent chacun au correspondant du carpelle adjacent; les marges foliaires sont adnées, elles aussi, deux à deux, jusqu'aux faisceaux placentaires pour fermer les 3 loges ovariennes. Ainsi, au centre du gynécée, une columelle est parcourue par 6 à 12 faisceaux conducteurs. A partir du faisceau pl, les marges foliaires libres s'épaississent en placentas irrigués par des ramifications du faisceau pl et portent des ovules anatropes épitropes ou apotropes sur les faces abaxiale et adaxiale.

Observons maintenant le parcours des faisceaux libéro-ligneux sur des coupes sérieées du gynécée. Le pédoncule, de section subtriangulaire, présente un certain nombre de faisceaux libéroligneux (*fig.31,a*) disposés de façon irrégulière. Au niveau de l'insertion de la fleur sur le pédoncule, 3 faisceaux quittent la stèle, s'éloignent vers la périphérie de l'écorce puis s'engagent dans les ailes pour gagner leur extrémité; ce sont les faisceaux dorsaux médians que l'on verra constamment à la pointe de l'aile et qui représentent les faisceaux dorsaux des 3 carpelles. Les cordons dm quittent le pédoncule à des niveaux légèrement différents; les ailes et les loges n'apparaissent pas toutes en même temps, mais les unes après les autres: ceci nous amène à penser

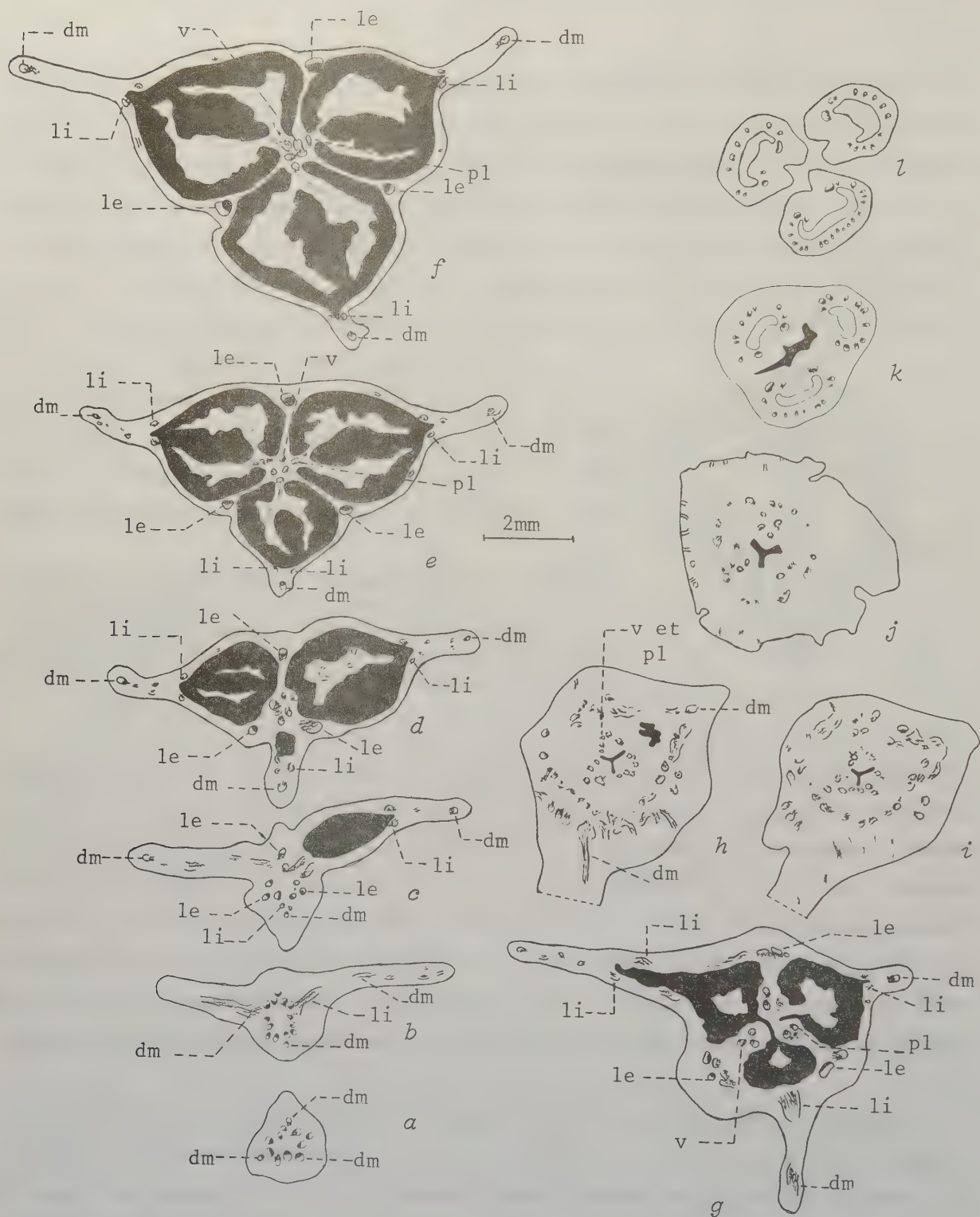


Fig.31.- Coupes transversales s rie es d'un gyn c e tricarpe   normal; a   f, mise en place des diff rents faisceaux lib roligneux dans la paroi ovarienne; g   i, s paration des cordons vasculaires irriguant les carpelles et les pi ces p rianthaires; j   l, mise en place des faisceaux lib ro-ligneux dans les styles. M mes symboles que dans les figures pr c dentes.

Pour une meilleure compr hension des coupes, les placentas ont  t  repr sent s d munis de leurs ovules.

que les 3 carpelles ne se trouveraient pas insérés sur un même verticille (*fig.31,b à d*). Le départ des 3 cordons laisse, au niveau de la stèle, une petite brèche de chaque côté de laquelle 2 faisceaux émettent chacun un rameau latéral qui se localise au niveau de la face dorsale des loges qui commencent à apparaître: ce sont les faisceaux latéraux internes li qui existeront sur toute la longueur de la loge (*fig.31,e et f*); ils sont symétriques, les 2 massifs ligneux se faisant face. Dans la région centrale, la stèle se trouve nettement constituée de 3 groupes de 3 faisceaux distincts (*fig.31,c et 32,1*); le faisceau médian de chaque groupe migre vers la périphérie pour parcourir la

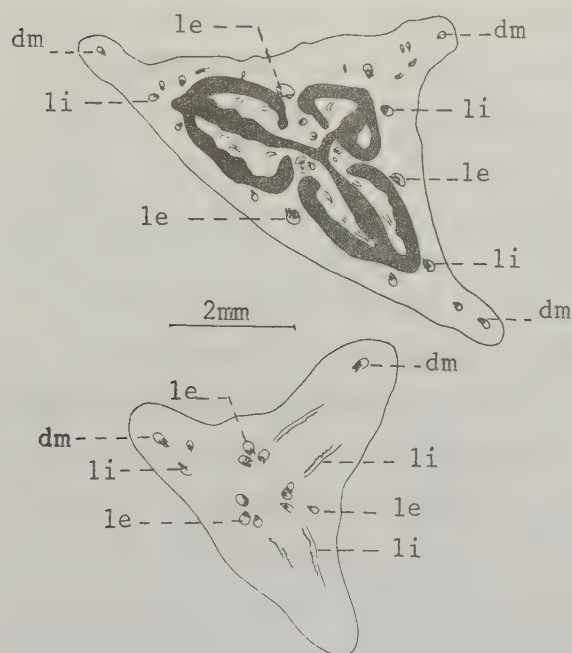


Fig.32.- Coupes transversales au niveau de la région ovarienne; 1, après la mise en place des faisceaux dm et le, la stèle se trouve constituée de 3 groupes de 3 faisceaux; 2, au sommet des ovaires, les loges communiquent entre elles par la séparation des branches placentaires.

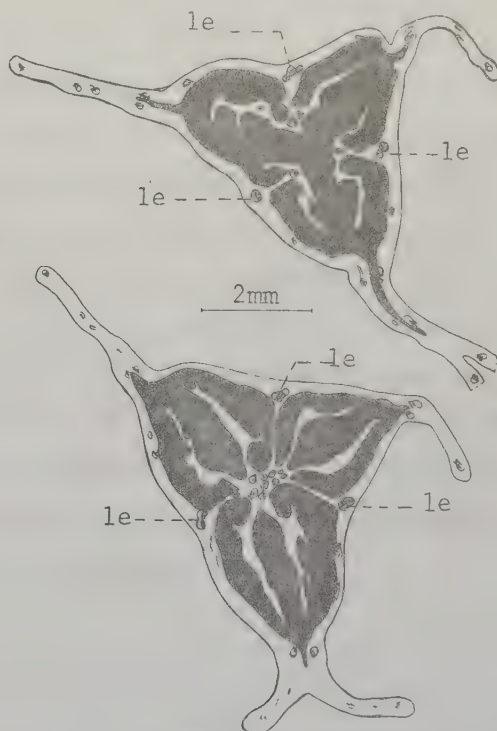


Fig.33.- Coupes transversales au niveau des ovaires mettant en évidence la nature double des faisceaux le.

paroi ovarienne le long de la ligne de suture des carpelles adjacents; la nature double de ces faisceaux le (*fig.33*) est nettement visible sur certaines coupes. Après l'individualisation des loges, la stèle centrale n'est plus alors constituée que de 6 faisceaux, 3 faisceaux ventraux (v) situés en face des *sep-ta* et 3 faisceaux placentaires (pl) vis à vis des placentas (*fig.31,f*). L'examen systématique des coupes à différents niveaux permet de constater la nature

double de ces 6 faisceaux qui, la plupart du temps, se dédoublent (*fig.33,1*). Au sommet des loges, au niveau de l'individualisation des pièces périnthaires, le système conducteur devient complexe; deux phénomènes sont concomitants: la séparation des faisceaux jumelés (le, v, pl) et la ramification de l'ensemble vasculaire constitué par ces faisceaux et les faisceaux dm et li (*fig.31,g* et *f*). Il est possible alors de distinguer deux anneaux de cordons vasculaires (*fig.31,i*). L'anneau externe est destiné aux pièces périnthaires, les groupes de faisceaux correspondant à chaque pièce du périnthe s'en détachent les uns après les autres: ainsi, *les pièces périnthaires ne sont donc pas disposées sur deux verticilles mais insérées sur une spirale*. L'anneau interne se rapproche du groupe des faisceaux centraux issus des faisceaux v et pl, formant un ensemble complexe irriguant les styles et les stigmates où l'on peut distinguer deux régions (*fig.31,j*): la région ventrale parcourue par les ramifications des faisceaux v et pl, et la région dorsale irriguée par les ramifications des faisceaux dm, li et le. L'ensemble des faisceaux constitue un anneau presque fermé autour de chacun des canaux stylaires dont le diamètre s'accroît en direction des stigmates (*fig.31, k* et *l*).

Au sommet des ovaires, les loges communiquent entre elles par la désunion des branches placentaires (*fig.32,2* et *33,2*) et la placentation axile passe progressivement à la placentation pariétale dans un ovaire devenu ainsi uniloculaire; à ce niveau, l'ovaire du *Begonia* est en tout point comparable à l'ovaire uniloculaire de l'*Hillebrandia*. Comme l'affirma GAUTHIER (138), "au niveau où les loges communiquent entre elles, les carpelles du *Begonia* sont unis latéralement, mais les deux marges de chaque carpelle ne sont pas soudées". D'autre part, le même auteur avait déjà signalé la présence des deux types de placentation, axile et pariétale, chez des *Bégonias* de section différente (remarquons que la placentation axile dérive de la placentation pariétale par concrescence profonde des marges des feuilles carpellaires).

IV.- FRUIT-GRAINE

Le fruit est une capsule ailée, coriace, à déhiscence loculicide, renfermant un très grand nombre de graines extrêmement petites.

La graine, bitégumentée, est subcylindrique (*fig.34,1*); le tégument externe de coloration marron foncé, creusé de facettes légèrement concaves,

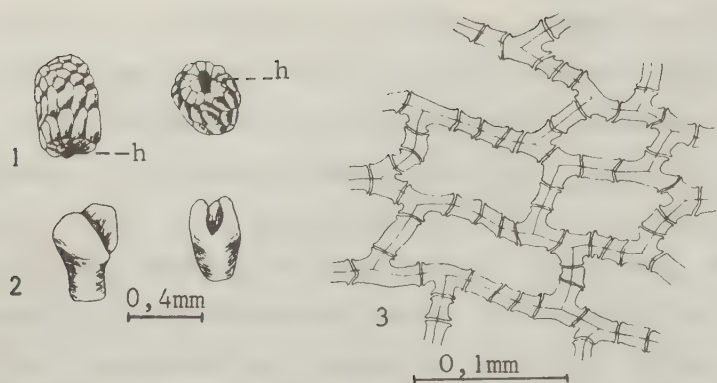


Fig. 34.- La graine; 1, la graine vue par le hile (h); 2, l'embryon; 3, cellules à parois très épaisses du tégument séminal externe.

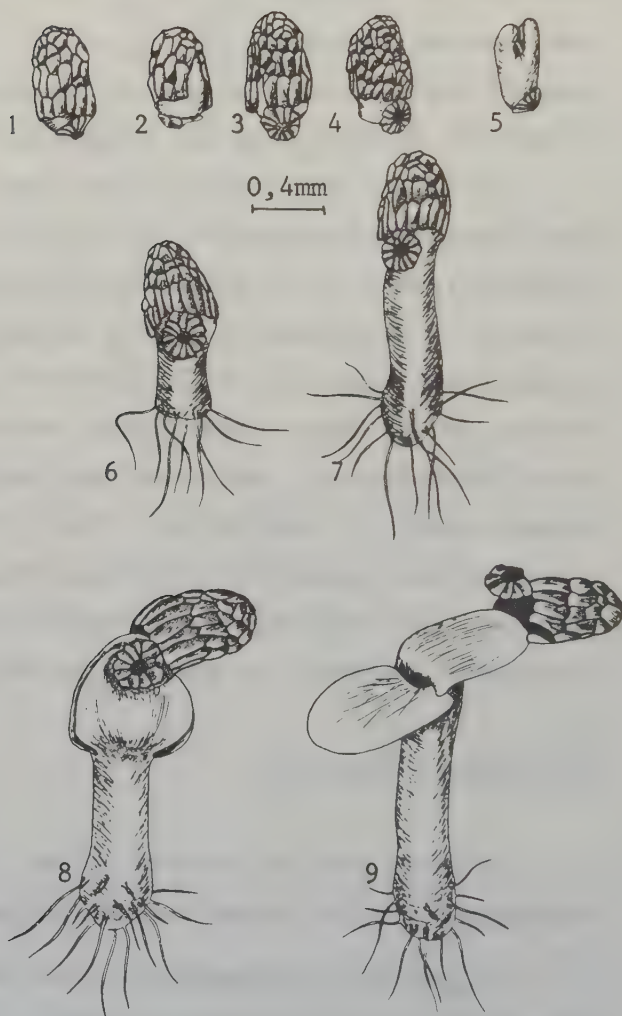


Fig. 35.- Différents stades de la germination; 1 à 5 , 8 jours; 6, 10 jours; 7, 12 jours; 8, 13 jours; 9, 15 jours.

TROISIEME PARTIE

ANOMALIES SPONTANÉES ET EXPÉRIMENTALES

Dans la troisième partie, nous décrivons les diverses morphoses tératologiques spontanées ou induites expérimentalement, observées au niveau de l'appareil végétatif, de l'inflorescence et de la fleur.

Au niveau de l'appareil végétatif, seules les feuilles montrent des morphoses importantes, les axes n'ont subi aucune modification.

CHAPITRE I

ANOMALIES DE LA FEUILLE

Nous avons décrit la feuille normale du *Begonia*, pétiolée, pourvue de stipules caduques, à limbe asymétrique.

La culture des plantes en photopériode anormale provoque de nombreuses morphoses; la connotation marginale plus ou moins marquée des lobes limbaires constitue des feuilles peltées, scyphiées ou diplophylles, des phénomènes de complication du limbe, des feuilles lobées ou composées.

I.- FEUILLE PELTÉE

La *figure 38* montre une feuille peltée; le limbe, symétrique, présente 2 oreillettes basales légèrement connées dans la région adaxiale; la nervation

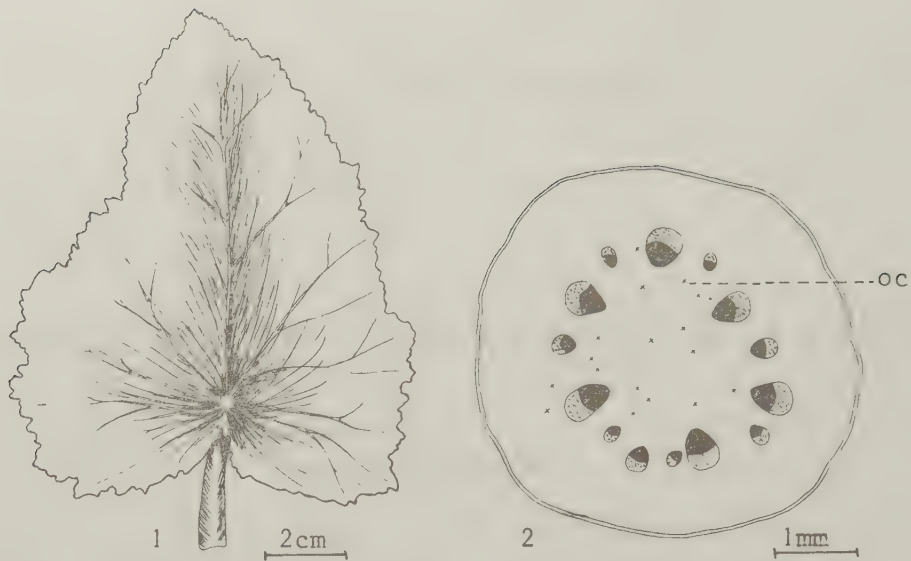


Fig.38.- 1, feuille peltée; 2, schéma de la coupe histologique du pétiole; oc, oxalate de calcium.

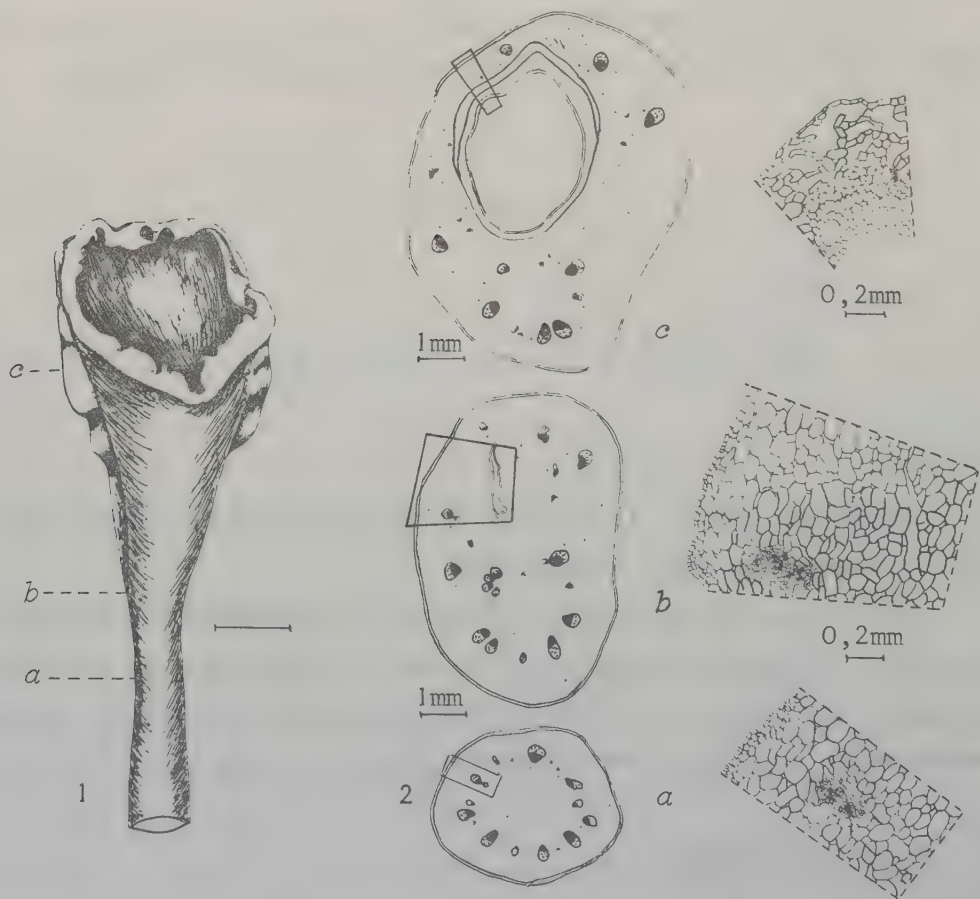


Fig.39.- 1, feuille scyphiée; 2, structure histologique; *a*, pétiole; *b*, fond de l'entonnoir; *c*, sommet de la scyphie.

est palmée (*fig. 38, 1*). Le pétiole de section circulaire, qui ne présente pas la gouttière adaxiale caractéristique (*fig. 38, 2*) est irrigué par quelques volumineux faisceaux libéro-ligneux alternant avec des faisceaux plus petits.

II.- FEUILLE SCYPHIEE

Le caractère pelté devenant plus prononcé, les feuilles prennent une forme d'entonnoir (scyphie) à bords irrégulièrement dentés (*fig. 39, 1*). Le pétiole, de section circulaire, est parcouru par de nombreux faisceaux libéro-ligneux de taille inégale, noyés dans un parenchyme homogène (*fig. 39, 2a*). A la partie supérieure du pétiole (*fig. 39, 2b*), la scyphie s'individualise; il se forme un épiderme interne puis un hypoderme (*fig. 39, 2c*), sous lequel s'organise un parenchyme palissadique (face adaxiale du limbe). En même temps, à la périphérie (face abaxiale du limbe), le tissu devient lacuneux. Comme chez la feuille normale, les 2 épidermes ont des cellules de taille inégale.

Les éléments conducteurs issus du pétiole s'épanouissent pour parcourir l'ensemble du limbe mais une nervure médiane demeure bien individualisée. Les mâcles, surtout présentes dans le limbe, restent le plus souvent localisées autour des faisceaux conducteurs.

III.- FEUILLE DIPLOPHYLLE

Certaines feuilles se caractérisent par une peltation plus complexe du limbe et les régions adaxiale et abaxiale s'adossent alors et deviennent connues longitudinalement sur une distance variable. Le caractère diplophylle de ces feuilles est alors plus ou moins marqué.

Figure 40.— Les replis adaxiaux constituent de véritables lames foliaires parcourues par de nombreux faisceaux libéro-ligneux. Le pétiole possède une gouttière adaxiale profonde (*fig. 40, 2a*). Dans la région diplophylle du limbe, la présence de 2 épidermes abaxiaux (ab) et la disposition opposée des faisceaux conducteurs révèlent la fusion qui s'est produite entre les deux faces abaxiale et adaxiale du limbe (*fig. 40, 2b*); l'ouverture de 2 scyphies (*fig. 40, 2c* et *2d*) permet le dégagement de la région adaxiale mise en évidence par l'apparition du parenchyme palissadique (pp), de l'hypoderme (hy), de l'épiderme adaxial (ad).

La feuille représentée *figure 41* est plus complexe. Le pétiole, d'abord cylindrique (*fig. 41, 3a*) s'aplatit et présente une gouttière adaxiale dont les marges s'étirent et 4 scyphies se forment (*fig. 41, 3b*). Le phénomène de

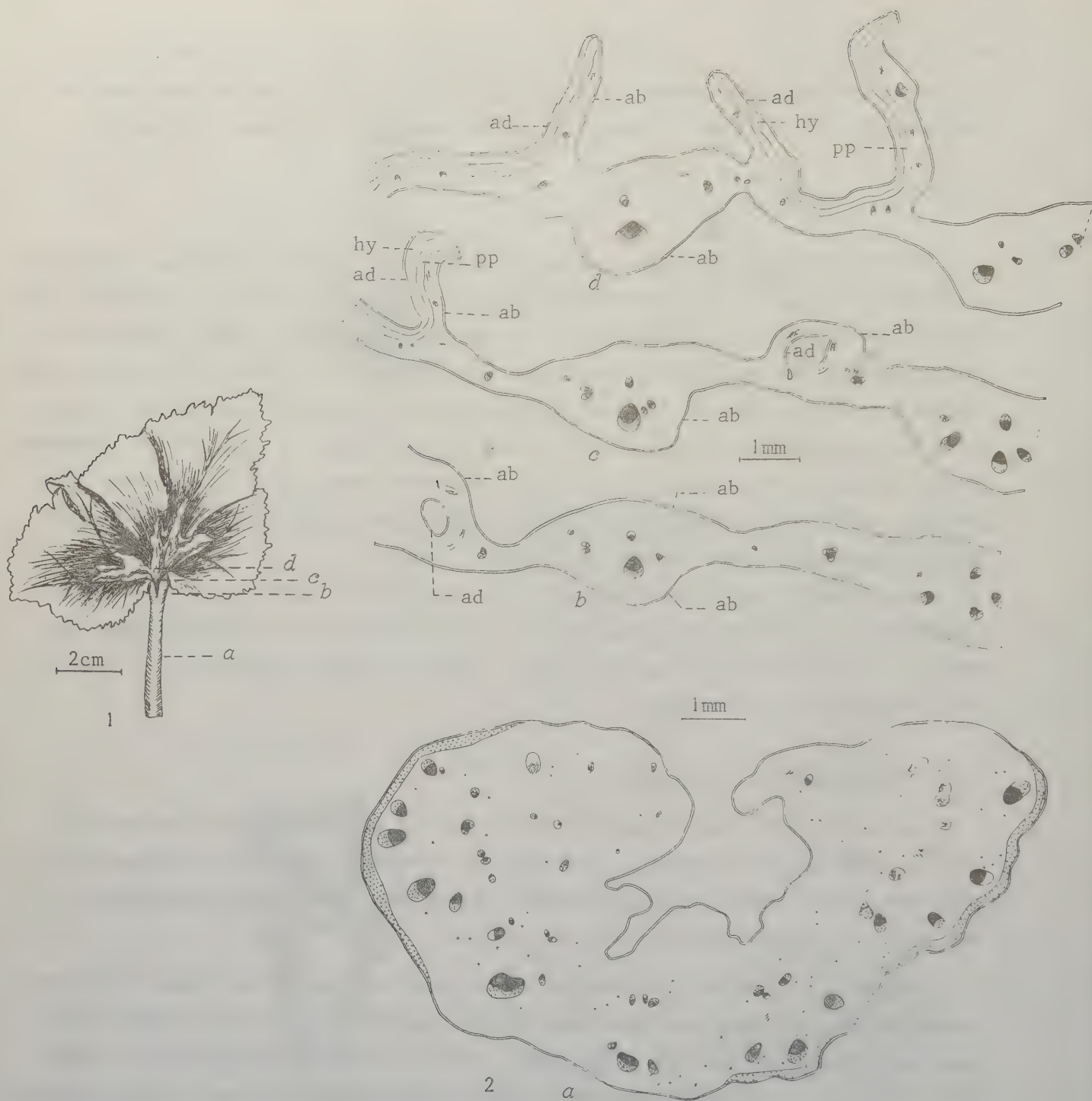


Fig.40.- 1, feuille diplophyllée; 2, coupes histologiques; *a*, au niveau du pétiole, à la base du limbe; *b* à *d*, au niveau des expansions foliaires; *ab*, épiderme abaxial; *ad*, épiderme adaxial; *hy*, hypoderme; *pp*, parenchyme palissadique.

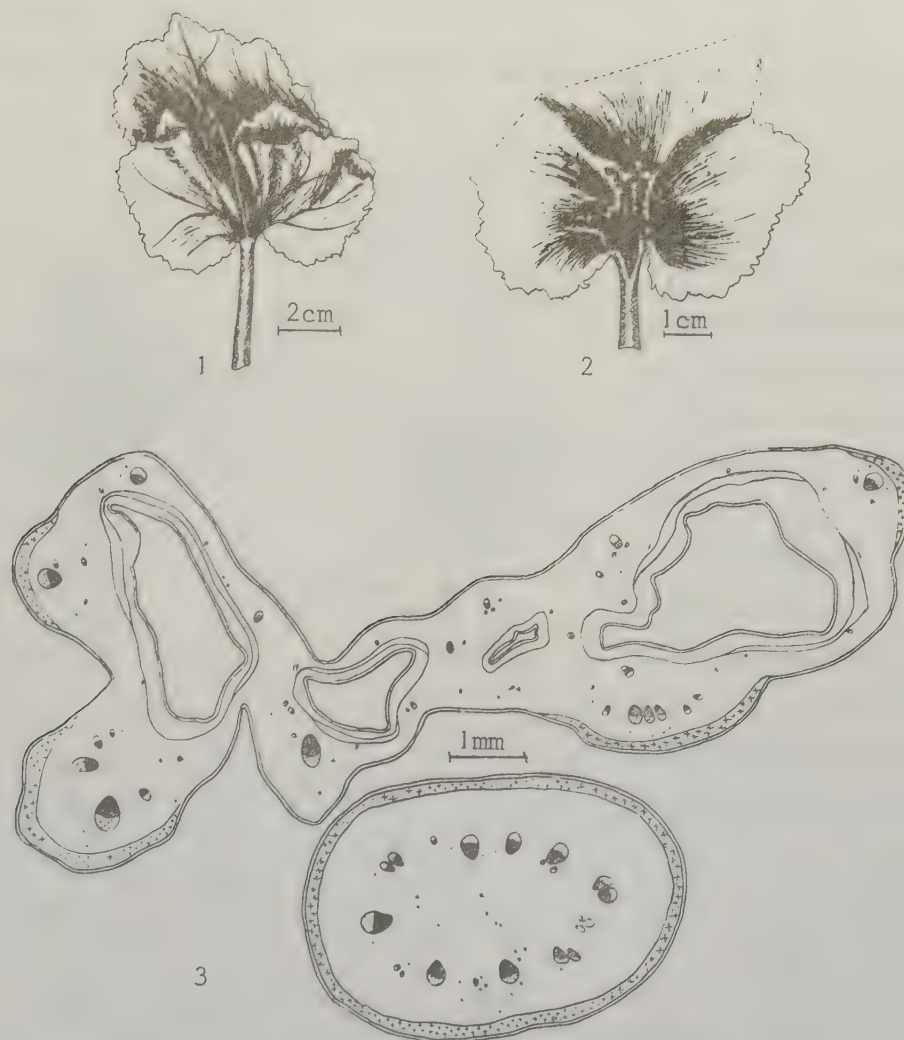


Fig. 41. - Feuille diplophyllée; 1, face abaxiale montrant les replis dûs à une prolifération considérable du limbe; 2, région basale de la face adaxiale; 3 coupes histologiques au niveau du pétiole (a), au point d'insertion du limbe (b).

diplophyllie s'accompagne ici d'une prolifération considérable du limbe qui présente des replis très profonds visibles sur la face abaxiale (*fig.41,2*).

IV.- FEUILLE MÉTAMÉRISÉE

La lobation du limbe aboutit à sa métamérisation; la segmentation est le plus souvent longitudinale.

Dans certains cas, les régions marginales s'accroissent de façon différen-

tielle; le limbe tend à acquérir une lobation plus ou moins marquée. La feuille, représentée *figure 42,1*, est symétrique et présente 3 lobes subégaux; sa nervation est palmée et sa morphologie rappelle un peu celle d'une feuille de l'*Acer pseudo-platanus*.

Au niveau de l'insertion du pétiole sur le limbe, on observe la présence d'une petite expansion foliacée (*fig.42,2*). Le pétiole, de section elliptique, présente une gouttière adaxiale qui se creuse très rapidement (*fig.42,3*). Les faisceaux libéroligneux, de taille inégale, se répartissent en 3 groupes pour irriguer les 3 nervures "principales". Au niveau de la petite expansion limbaire, on peut observer la présence d'un hypoderme (hy) et d'un parenchyme palissadique, pp (structure foliaire typique).

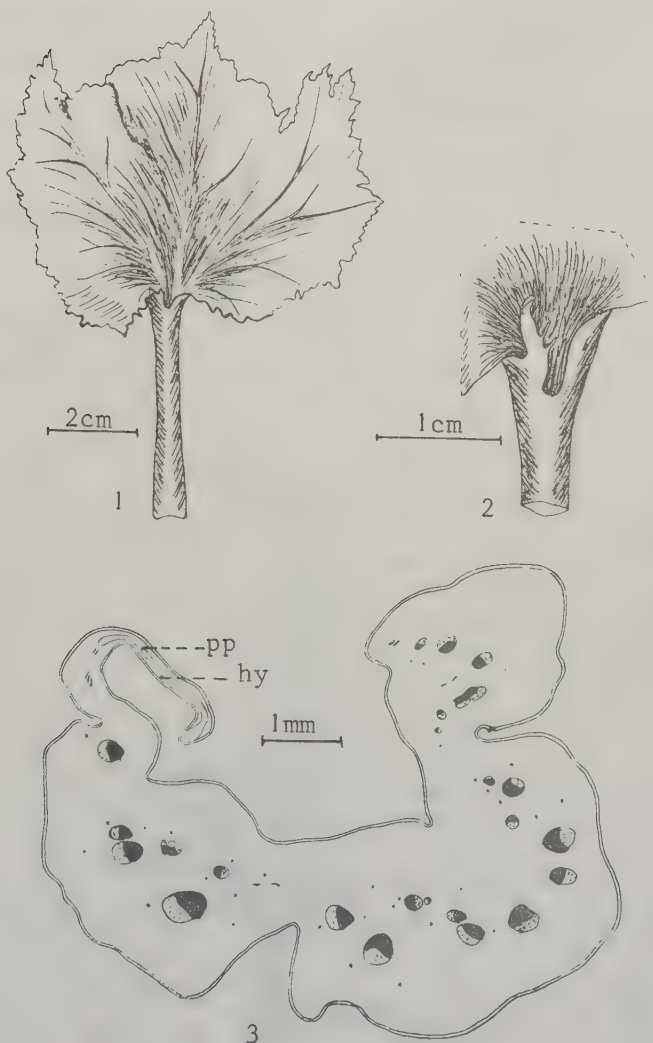


Fig.42.- Feuille lobée; 1, face adaxiale; 2, niveau d'insertion du pétiole sur le limbe montrant la petite expansion foliacée; 3, coupe histologique du pétiole sur le limbe; la petite expansion renferme un hypoderme (hy) et un parenchyme palissadique (pp).



Fig.43.- Feuille métamérisée; 1, face adaxiale; 2, face abaxiale.

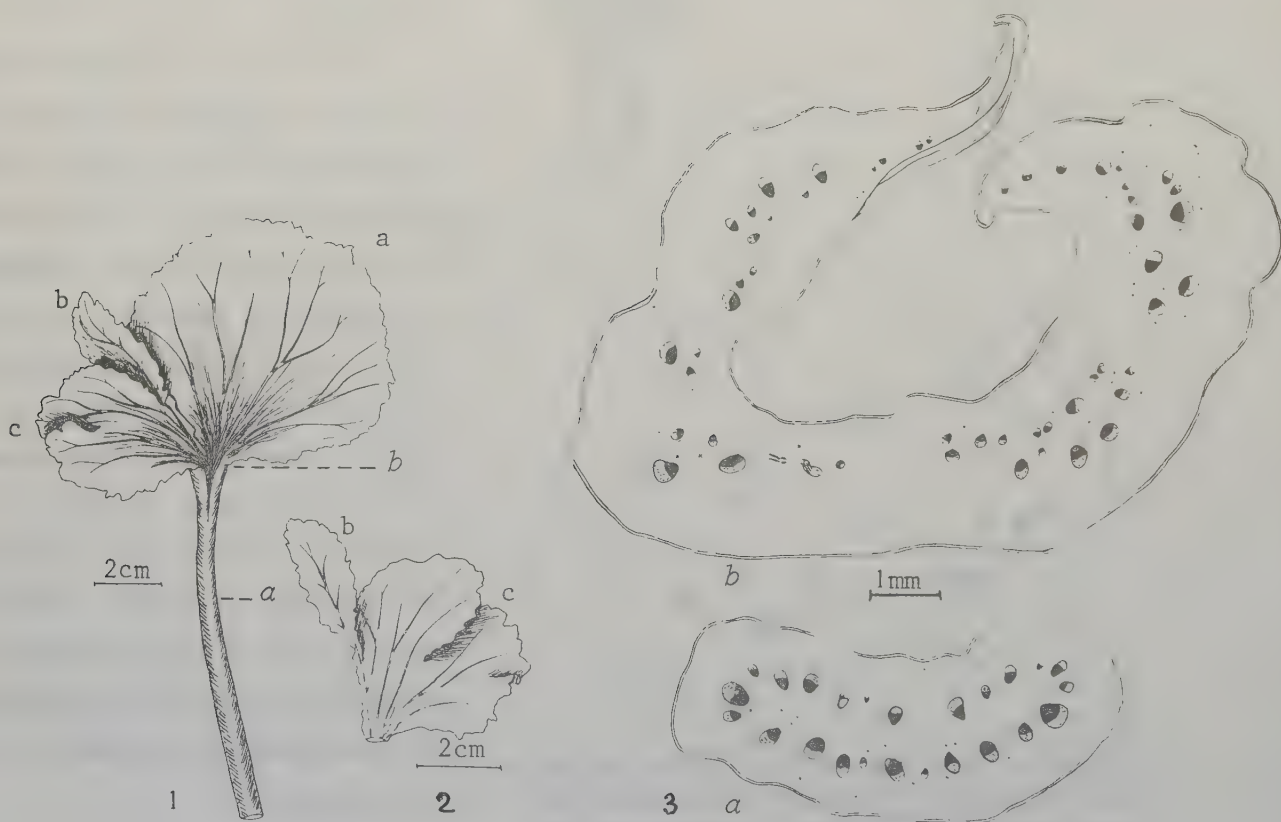


Fig.44.- Feuille "palmatiséqued" constituée de 3 lobes; 1, face adaxiale; 2, face abaxiale montrant l'origine du lobe b; 3, coupes histologiques à la base du pétiole (a), et au point d'insertion sur le limbe (b).

Dans la *figure 43*, le limbe, asymétrique comme chez la feuille normale, présente une échancrure le divisant en 2 métamères.

Dans la *figure 44*, 1 et 2, le limbe présente des échancrures atteignant presque le pétiole; c'est donc une feuille "palmatiséquée" constituée de 3 lobes: un lobe (a) plus développé que les autres, arrondi, avec une nervation palmée, un second lobe échancré (c) à son extrémité, à nervation parallèle à la base, et un lobe (b) très étroit, irrigué par une seule nervure provenant de la ramification d'une nervure latérale du lobe (c), uni à ce dernier par l'une de ses marges. Le pétiole, de section réniforme (*fig.44,3a*) est parcouru par un grand nombre de faisceaux libéro-ligneux de taille inégale qui lui communiquent une structure de tige aplatie; une gouttière adaxiale se forme et les faisceaux se répartissent en plusieurs groupes destinés aux différentes nervures "principales" (*fig.44,3b*).

Les feuilles suivantes (*fig.45* et *46*) sont de véritables feuilles bifoliolées. Dans le premier cas (*fig.45,1*), les 2 folioles sont nettement individualisées; la section du pétiole est encore réniforme et les faisceaux

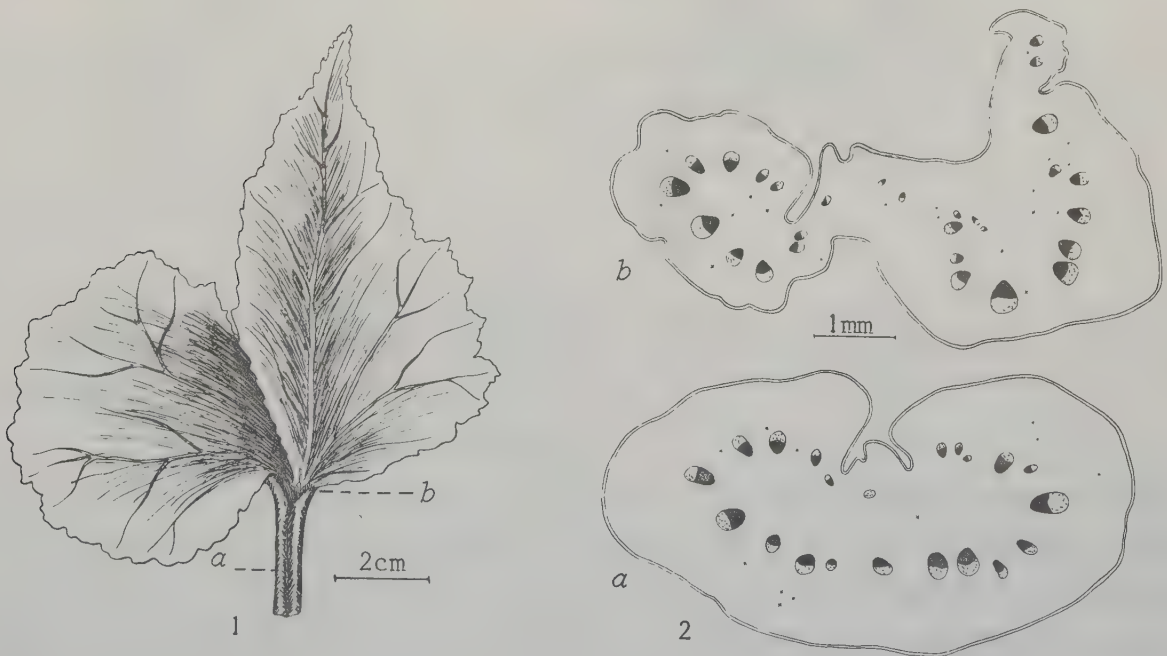


Fig.45.- Feuille à 2 folioles; 1, face adaxiale; 2, coupes histologiques du pétiole a sa base (a), au point d'insertion du limbe (b).

libéro-ligneux qui l'irriguent se séparent en 2 groupes très distincts au niveau du limbe (*fig.45,2a* et *2b*). Dans le second cas, 2 folioles arrondies sont inégales (*fig.46,1*); la plus petite d'entre elles présente une prolifération



Fig.47.- 1, feuille munie d'une excroissance adaxiale; 2 et 3, structure histologique au niveau de l'excroissance.

marginale basale portant une expansion foliacée (*fig.46,2*). Le pétiole, de section elliptique, creusé d'une profonde gouttière, renferme des faisceaux répartis en 2 groupes (*fig.46,3*); le troisième lobe réduit est faiblement irrigué.

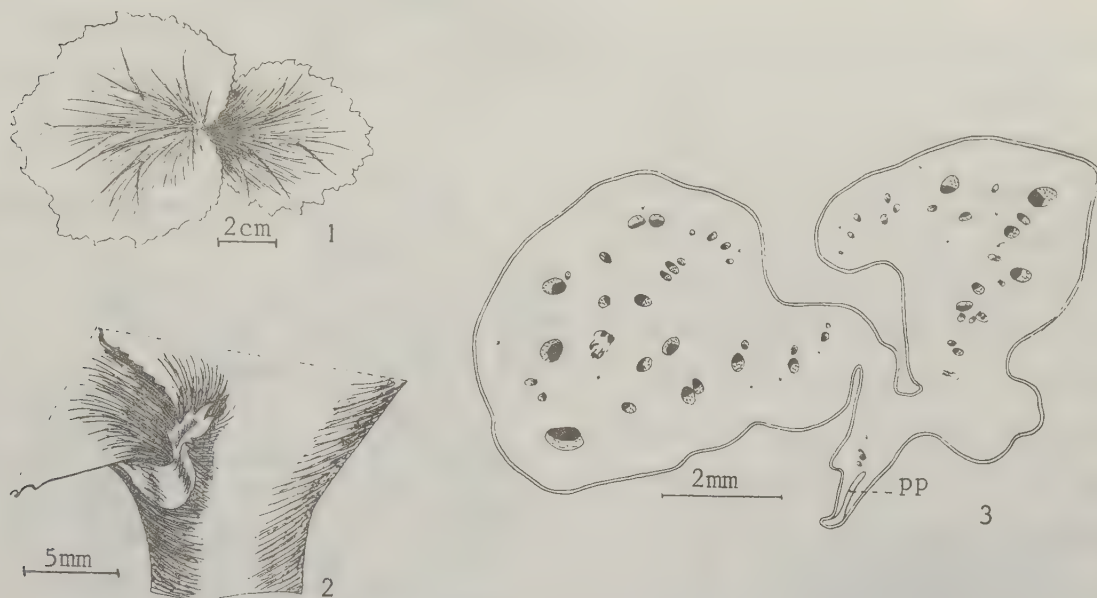


Fig.46.— Feuille à 3 folioles; 1, face adaxiale; 2, feuille vue de profil montrant la troisième foliole au point d'insertion du pétiole sur le limbe; 3, coupe histologique à la base du limbe.

V.- EXCROISSANCES

A.- EXCROISSANCES VASCULARISEES

Nous avons observé des excroissances sur les faces adaxiale et abaxiale du limbe.

1.- Excroissances adaxiales

Figure 47.— Au niveau de l'oreillette très développée de cette feuille, on observe une petite excroissance foliarisée qui, d'abord scyphée, s'étale ensuite en une lame parcourue par des faisceaux libéro-ligneux dont l'orientation est inverse de celle des faisceaux du limbe qui lui a donné naissance (*fig.47,2 et 3*); la structure est diplophylle.

Figure 48.— Le limbe de cette feuille légèrement dissymétrique est déjeté latéralement et forme un angle obtus avec le pétiole; celui-ci, de section elliptique (*fig.48,2a*), se creuse d'une gouttière adaxiale au point d'insertion du limbe (*fig.48,2b*). Des coupes sériees exécutées au niveau des excroissances

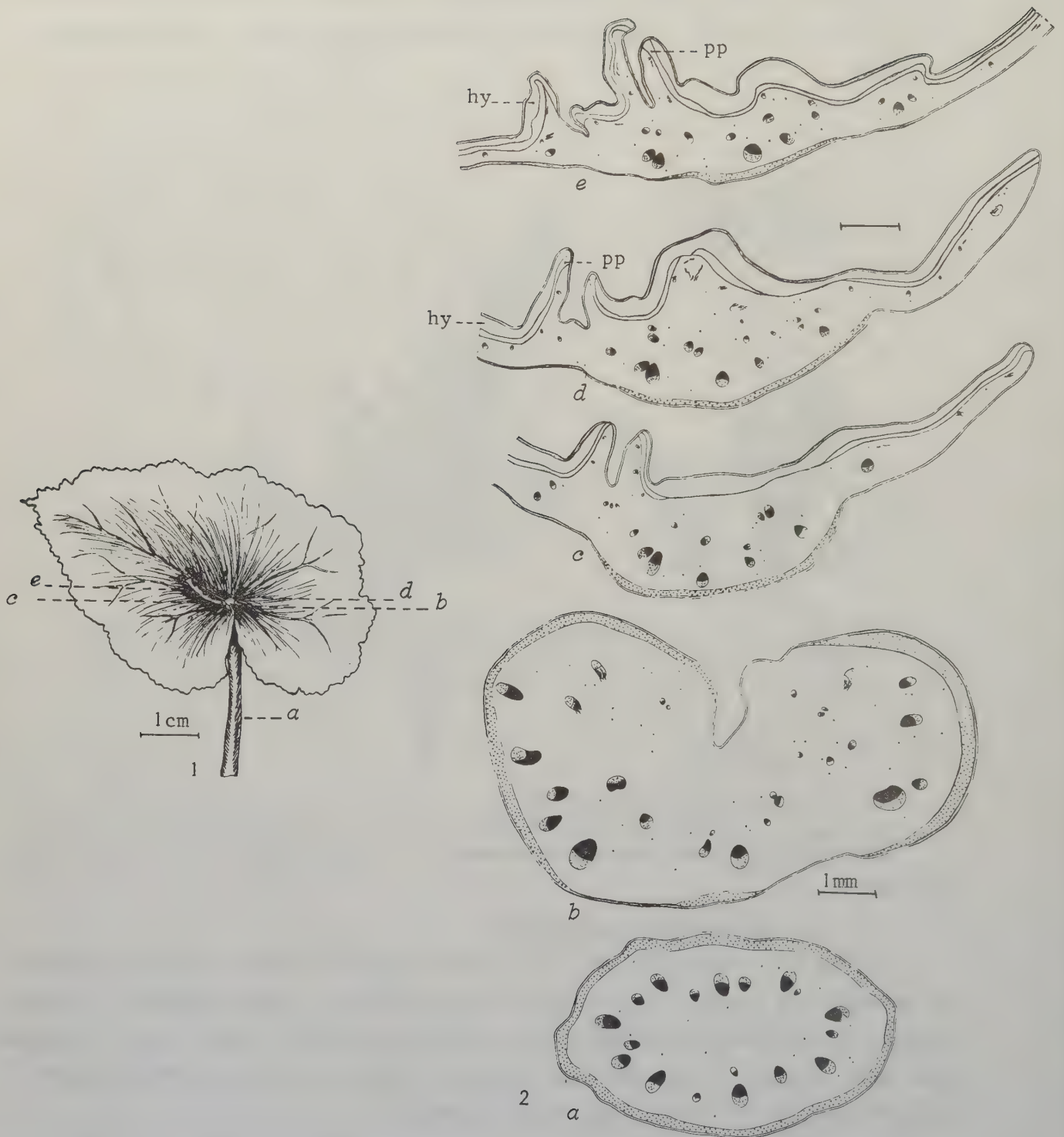


Fig.48.- 1, feuille à limbe déjeté latéralement; 2, coupes histologiques à la base du pétiole (a), au point d'insertion du pétiole (b), au niveau des expansions foliaires (c, d, et e); hy, hypoderme; pp, parenchyme palissadique.

foliarisées montrent que ces dernières prennent naissance à partir de boursouflures du limbe faiblement irriguées et qu'elles sont parcourues par des petits faisceaux inversés par rapport à ceux du limbe qui les porte (*fig. 48, 2c, 2d et 2e*; la structure est diplophylle comme dans l'exemple précédent.

2.- Excroissances abaxiales

Une scyphie mériphyllie abaxiale s'isole au sommet d'une ramification de l'une des nervures, accrue et détachée du limbe (*fig. 49, 1 et 2*). Les coupes

histologiques sériées montrent que le faisceau libéro-ligneux, parcourant la nervure, se dédouble (*fig. 49, 4a et 4b*), l'un des faisceaux fils se dirigeant dans la portion de nervure individualisée en pétiolule et dont la structure est caulinnaire (*fig. 49, 4c et 4d*); dans le limbe de la scyphie, le faisceau s'ouvre en un arc qui se divise (*fig. 49, 4e, 4f, 4g*). Dans d'autres cas (*fig. 49, 3*), il n'y a pas de scyphie terminale; la nervure "principale" ou même les autres nervures, détachées du limbe, se terminent en un appendice de structure caulinnaire.

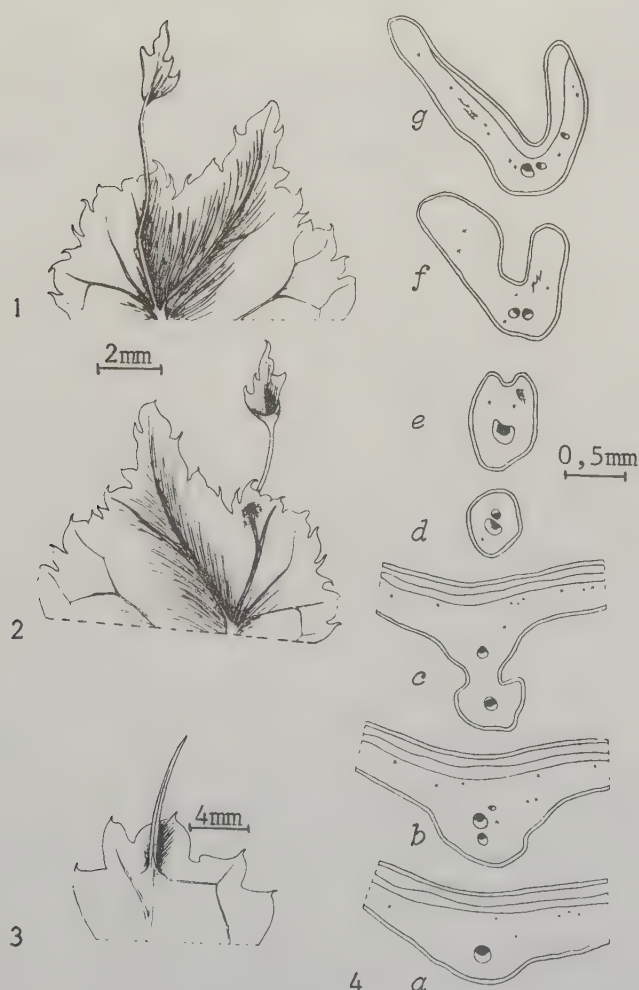


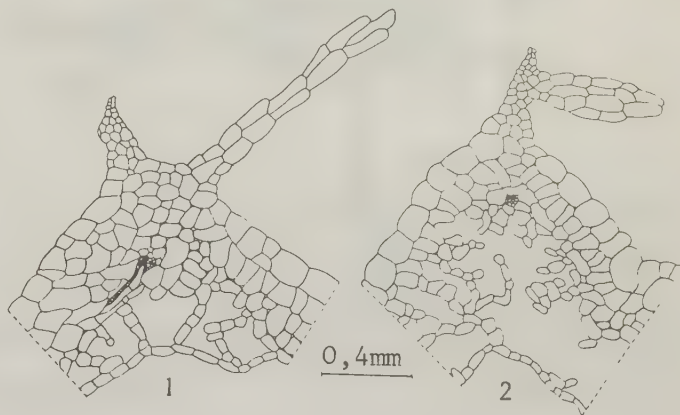
Fig. 49. - Scyphie mériphyllie; 1 et 2, faces adaxiale et abaxiale de la feuille mère montrant l'origine de la scyphie; en 3, il n'y a pas de scyphie; 4, coupes histologiques sériées au niveau du dédoublement du faisceau du limbe de la feuille mère (*a, b, c*), du pétiolule de la scyphie (*d et e*), du limbe de la scyphie (*f et g*).

B.- EXCROISSANCES NON VASCULARISEES

Certaines feuilles présentent à la surface du limbe des formations blanchâtres, plus ou moins rectilignes, bordées de poils analogues à ceux que l'on trouve le long des marges. Il n'est pas rare d'ailleurs d'observer au niveau de

ces morphoses, un repli ou une courbure de la lame foliaire. Des coupes s rie es montrent que ces petites protub rances sont dues   une prolif ration intense des cellules  pidermiques, l'hypoderme n'intervenant pas. Le parenchyme palissadique est presque inexistant. A ce niveau, des poils pluricellulaires naissent soit sur l' piderme (*fig.50,1*),   la base de ces prolif rations, soit directement sur celles-ci (*fig.50,2*). En aucun cas le m so-phyllle n'intervient dans la constitution de ces morphoses.

Fig.50.- D tail de 2 excroissances foliaires; 1, un poil se trouve   la base de l'excroissance; 2, sur l'excroissance.



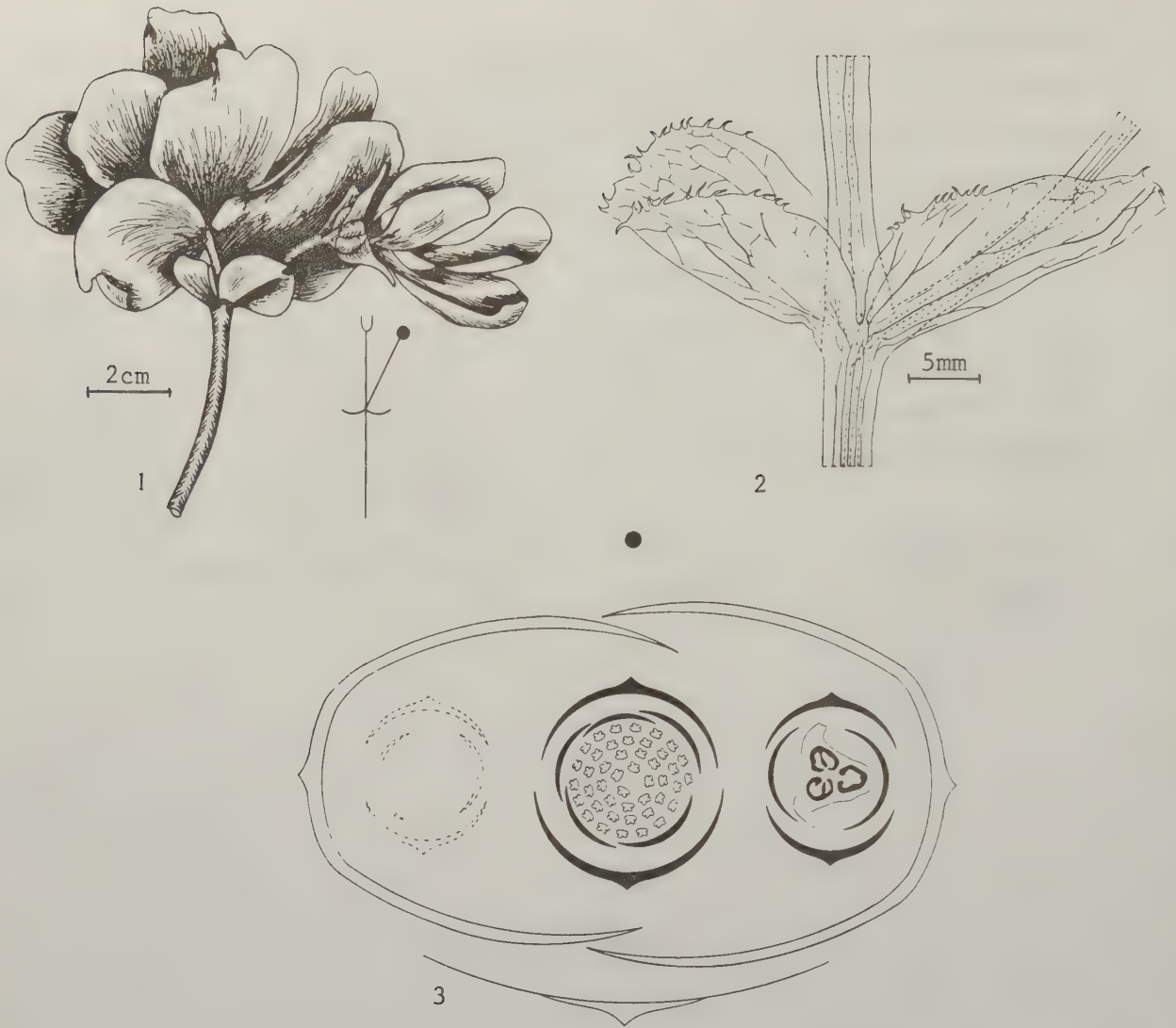


Fig.51.- 1, une fleur femelle est avortée; 2, irrigation de l'axe inflorescentiel, des bractées et des pédoncules floraux; 3, diagramme.

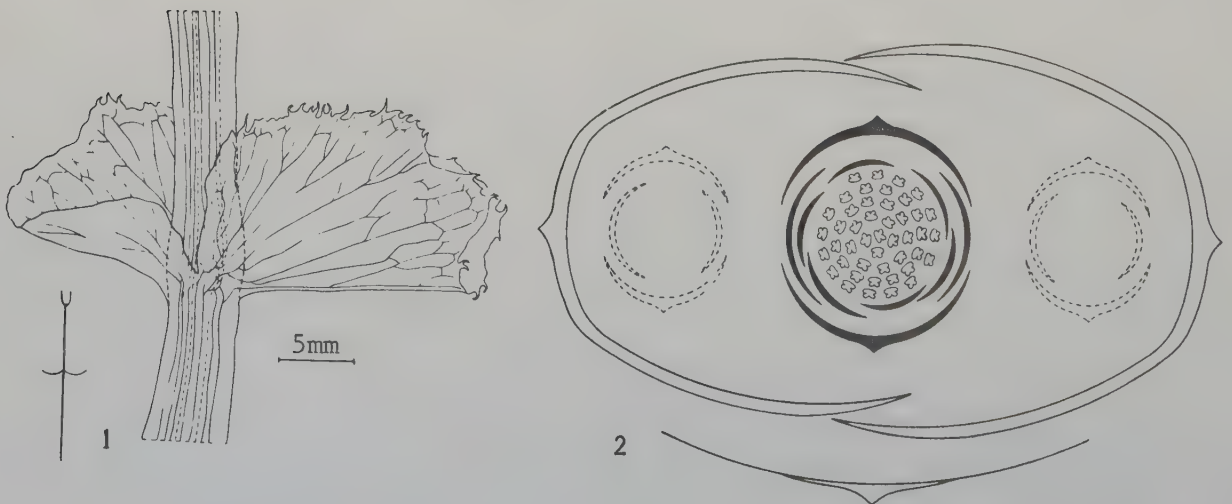


Fig.52.- Les 2 fleurs femelles sont avortées; 1, irrigation de l'axe inflorescentiel, des bractées et du pédoncule de la fleur unique; 2, diagramme.

CHAPITRE II

ANOMALIES DE L'INFLORESCENCE

Nous avons vu que l'inflorescence normale du *Begonia* est un dichasium typique. Cette inflorescence peut présenter de nombreuses modifications, peu importantes quand elles apparaissent spontanément, complexes quand elles sont induites expérimentalement par perturbation de la photopériode; l'inflorescence dichasiale devient alors un pléiochasium.

I.- MODIFICATIONS SPONTANÉES

Dans la nature, on peut observer de légères variations telles que l'avortement de l'une ou des deux fleurs latérales du dichasium (ce dernier cas réalisant la fleur solitaire mâle) ou inversement l'inflorescence dichasiale se complique, l'une des fleurs femelles se trouvant remplacée par un dichasium secondaire incomplet ou complet.

A.- AVORTEMENT DES FLEURS DU DICHASIMUM

Une des fleurs femelles latérales avorte (*fig. 51, 1 et 3*); l'inflorescence est alors un dichasium incomplet constitué de 2 fleurs (une fleur mâle centrale et une fleur femelle latérale). Les 2 bractées sont normalement irriguées (*fig. 51, 2*); les faisceaux libéro-ligneux de la stèle centrale se répartissent en 2 groupes (10 faisceaux irriguent la fleur mâle centrale, 7 faisceaux se dirigent vers le pédoncule de la fleur femelle).

Quand les 2 fleurs femelles latérales avortent, l'inflorescence est alors simplifiée: c'est une fleur mâle solitaire portant à la base de son pédoncule les 2 bractées du dichasium (*fig. 52*); L'une des bractées peut ne pas se développer (*fig. 53*). Dans les cas d'inflorescence uniflore, les faisceaux de la stèle pénètrent tous dans le

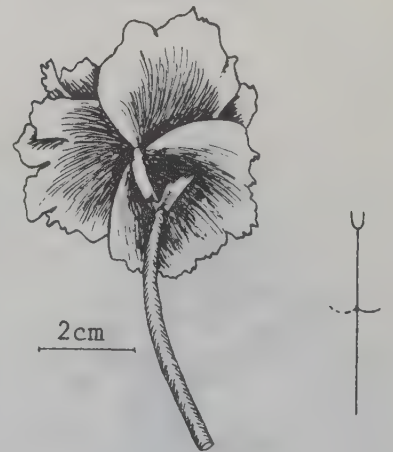


Fig. 53. - Inflorescence uniflore dans laquelle une bractée est avortée

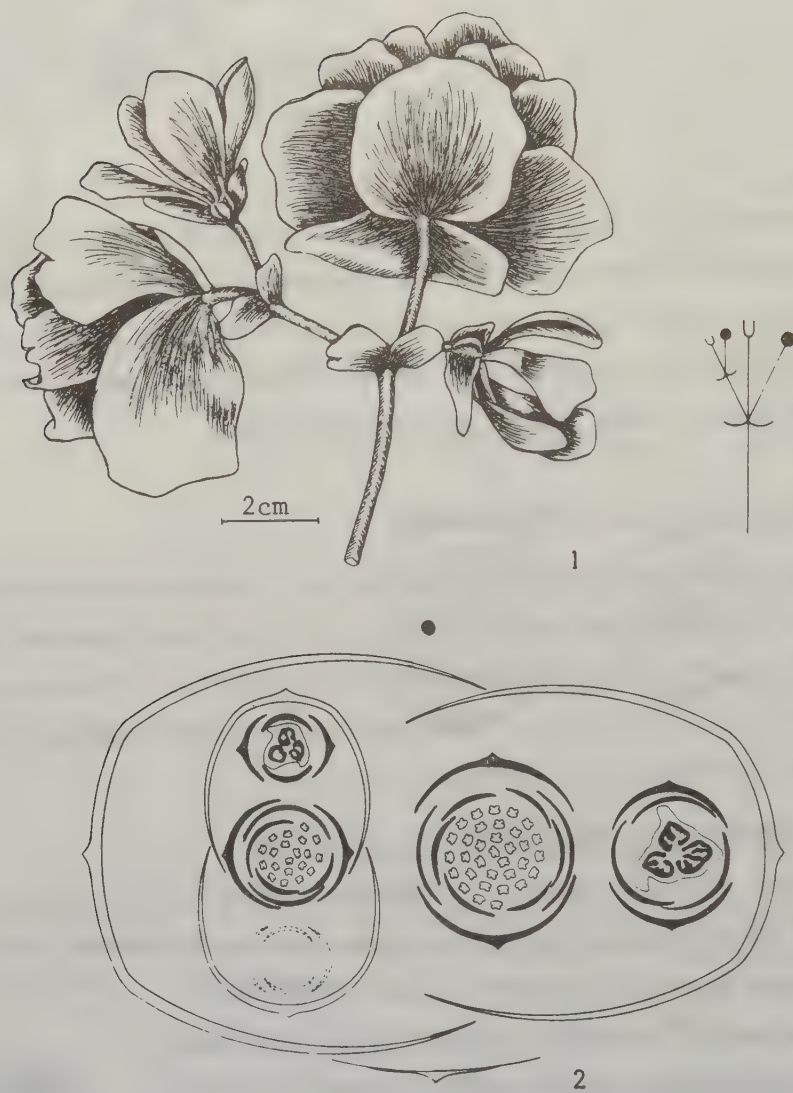


Fig.54.- 1, une fleur femelle latérale est remplacée par un dichasium secondaire incomplet; 2, diagramme.

pédoncule de la fleur unique (fig.52,1) après avoir émis les ramifications constituant la vascularisation des 2 bractées (ou de la bractée unique axillante).

B.- FORMATION D'UN DICHASIMUM COMPOSE

L'une des fleurs femelles latérales du dichasium primaire est souvent rem-

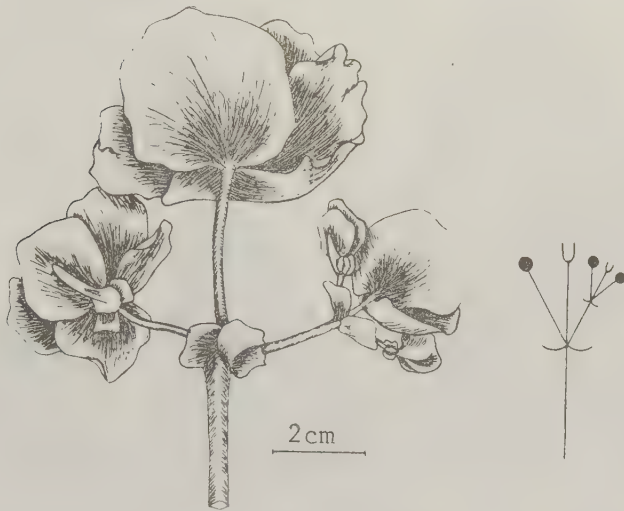


Fig.55.- Une fleur femelle latérale est remplacée par un dichasium secondaire complet.

placée par un dichasium secondaire complet ou incomplet (une fleur mâle centrale et 2 pré-feuilles axillant une ou deux fleurs femelles, fig.54 et 55). L'inflorescence se trouve ainsi constituée de 4 ou 5 fleurs. La vascularisation des bractées de premier et de second ordre est la même que celle des bractées du dichasium primaire.

II.- MODIFICATIONS INDUITES EXPÉRIMENTALEMENT

La culture en permanence du *Begonia tuberhybrida* en jour long de 16 heures ou en jour continu induit la formation d'inflorescences de plus en plus complexes dont la plupart portent des bractées plus ou moins foliarisées.

Nous envisagerons successivement les différents stades de la foliarisation des bractées et l'évolution de l'inflorescence vers le pléiochasium.

A.- FOLIARISATION DES BRACTEES

Dans certaines inflorescences, les bractées sont remplacées par de véritables feuilles stipulées (fig.56) et il est possible d'établir une série de morphoses intermédiaires entre la bractée typique et la feuille stipulée. La bractée est une lame foliacée très mince, arrondie, légèrement bilobée et profondément dentée sur les marges (fig.57,1); la nervation, parallèle à la base, devient plus ou moins

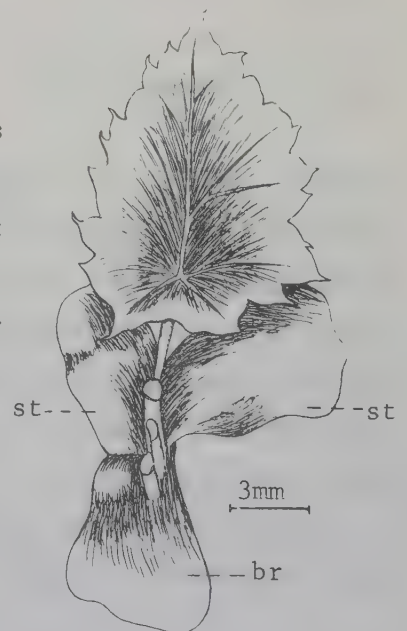


Fig.56.- Une bractée de l'inflorescence dichasiale est remplacée par une feuille stipulée; br, bractée; st, stipule.

réticulée dans la région apicale; sa consistance est membraneuse comme celle des stipules foliaires dont la forme est subtriangulaire (*fig.20*).



Fig.57.- Evolution bractée d'inflorescence-feuille.

L'évolution bractée-feuille est comparable à la transformation de l'écaille d'un bourgeon en feuille de feuillage observée chez de nombreux végétaux. En effet, dans un premier stade (*fig. 57,2*), on voit qu'un rudiment de limbe foliacé et chlorophyllien prend naissance à partir de la région médiane de la bractée dont les ailes marginales représenteraient les stipules; la région médiane basale de cette pièce devenue hétérogène,

s'épaissit en un pétiole apparent, parcouru par 3 nervures parallèles qui vont irriguer l'ébauche limbaire dont la nervation est réticulée.

Dans le stade suivant (*fig.57,3*), le limbe foliacé, bien individualisé, pelté, symétrique, irrégulièrement bidentelé, possède la nervation réticulée caractéristique; le pétiole, individualisé au voisinage du limbe, étroitement adné à sa base à 2 pièces stipulaires (les 2 ailes de la bractée), est reconnaissable, à ce niveau, grâce à la présence d'un gros faisceau libéro-ligneux qui présente d'ailleurs des anastomoses avec les nervures stipulaires; c'est ce faisceau qui, en se ramifiant abondamment plus haut, donne naissance à la nervation réticulée du limbe.

Le dernier stade de l'évolution (*fig.57,4*) représente une feuille normalement constituée, mais dont le limbe est symétrique; le pétiole, bien individualisé, qui ne présente plus qu'une légère adnation avec les 2 pièces stipulaires basales, est irrigué par plusieurs faisceaux libéro-ligneux dont l'un présente encore une très légère anastomose avec la nervure marginale d'une des stipules. Il faut toutefois remarquer que les feuilles de ce type, occupant la place des bractées d'inflorescence, ne possèdent pas exactement la morphologie caractéristique des feuilles du *Begonia*. En effet, ces feuilles qui possèdent un limbe parfaitement symétrique, à nervation pennée, sont fréquemment peltées par légère

connation des marges basales du limbe.

Signalons un cas particulier de bractée inflorescentielle présentant à la fois le caractère pétaloïde et le caractère foliacé (*fig.58*). Cette pièce hétérogène est caractérisée par 2 régions bien distinctes: la région basale et la

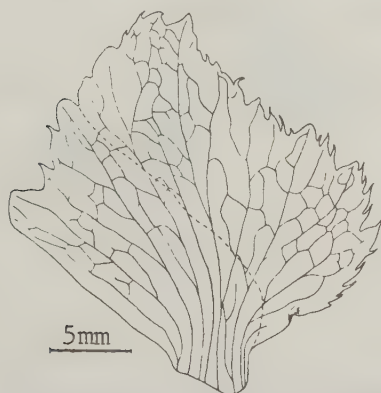


Fig.58.- Bractée d'inflorescence mi-pétaloïde, mi-foliacée. La ligne en pointillés délimite les 2 régions.

partie gauche, minces, colorées en jaune, de consistance pétaloïde, ont une nervation parallèle, la partie droite, plus épaisse, chlorophyllienne, à marge irrégulièrement bidentelée, présente la nervation réticulée de la feuille.

B.- EVOLUTION DE L'INFLORESCENCE

Les inflorescences portant des fleurs mâles virescentes et des bractées plus ou moins foliarisées sont elles-mêmes diversement modifiées et deviennent de plus en plus complexes: le dichasium évolue progressivement vers le pléiochasium, le pédoncule inflorescentiel présentant plusieurs étages de ramifications.

1.- Inflorescence dichasiale

Deux dichasiums composés sont ici constitués respectivement de 5 et 6 fleurs (*fig.59*); dans les deux cas, l'une des bractées primaires est remplacée par une feuille; la fleur mâle centrale possède un péricarpe virescent. Dans l'inflorescence à 5 fleurs, on remarque que le dichasium secondaire, axillé par une feuille, est incomplet (son pédoncule terminé par une fleur mâle porte 2 préfeuilles non insérées au même niveau).

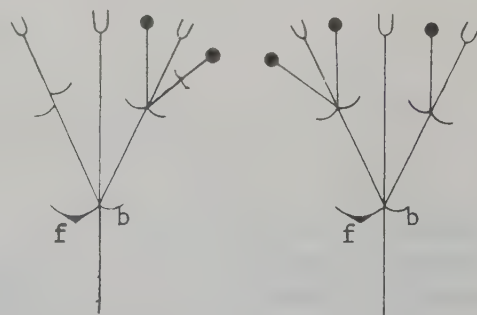


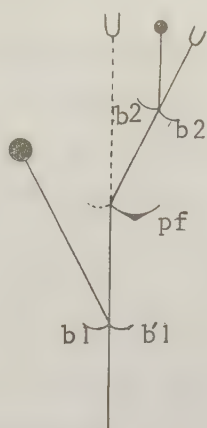
Fig.59.- Schéma de 2 dichasiums composés chez lesquels l'une des bractées primaires est remplacée par une feuille.

2.- Inflorescence pléiochasiale

Nous classerons les différentes inflorescences observées selon un ordre de

complexité croissante.

Figure 60.- L'axe porte 2 bractées normales dont l'une (b1) axille une



fleur femelle; au-dessus, au même niveau, sont insérées la fleur mâle et une bractée mi-pétaloïde, mi-foliacée, pf, axillant un dichasium secondaire incomplet (une fleur mâle centrale et 2 bractées dont l'une (b2) axille une fleur femelle). Cette inflorescence de 4 fleurs marque déjà, ici, une tendance à la formation d'un pléio-

Fig.60.- Inflorescence de 4 fleurs; 1, portion de l'inflorescence située au-dessus de la bractée pf; 2, schéma de l'inflorescence.

chasium.

Figure 61.- Inflorescence de 7 fleurs. Les 2 premières bractées, normalement constituées, axillent chacune un dichasium incomplet (une fleur mâle et une unique fleur femelle latérale). L'axe qui se termine par la fleur mâle pédonculée à péricarpe virescent, porte un dichasium secondaire incomplet, analogue au précédent, axillé par une feuille stipulée.

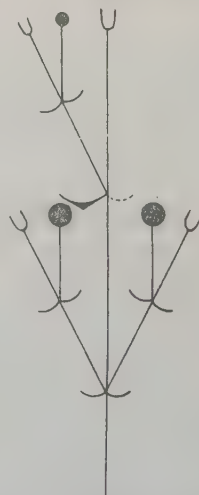


Fig.61.- Schéma d'une inflorescence à 7 fleurs.

Figure 62.- Dans cette inflorescence, le dichasium terminal est anormalement constitué, les 2 fleurs femelles latérales (dont l'une est d'ailleurs mal développée) sont axillées par des feuilles; il est précédé d'un dichasium secondaire incomplet axillé par une bractée (2 bractées, une fleur

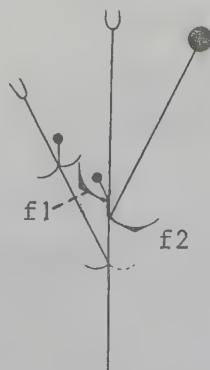
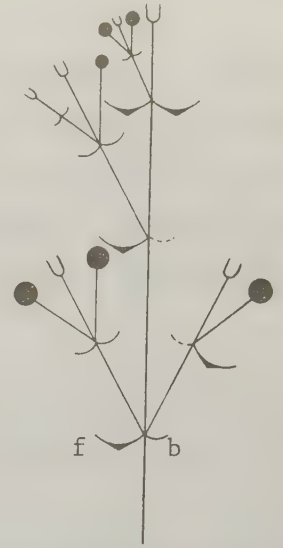


Fig.62.- Inflorescence complexe dans laquelle on observe un phénomène de concaulescence.

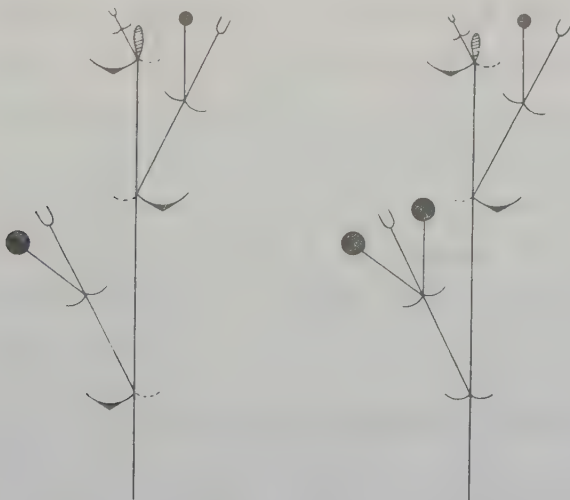
mâle, une fleur femelle). On remarque, en outre, dans cet exemple un phénomène de concaulescence (les 2 feuilles axillantes f1 et f2 sont insérées à 4mm l'une de l'autre).

Figure 63.— Cette dernière inflorescence montre la réalisation du pléio-chasium, c'est à dire un type de grappe. L'axe porte à sa base 2 pièces dissemblables; une bractée normale (b) axillant un dichasium incomplet dont l'unique fleur femelle se trouve à l'aisselle d'une pièce mi-bractéale, mi-foliacée, et, opposée à la bractée, une véritable feuille stipulée (f) axillant un dichasium complet normalement constitué. Au-dessus, une feuille munie de ses 2 stipules axille un dichasium composé. Enfin, l'axe se termine par une fleur mâle en partie virescente, précédée par 2 feuilles dont l'une axille un dichasium typique. Cette inflorescence est donc bien un véritable pléiochasium: en effet, sur un même axe, 3 étages successifs de pièces bractéales ou des feuilles axillent 3 groupes de dichasiums diversement constitués, l'axe principal se terminant par une fleur mâle.



Nous ferons une place à part à 2 inflorescences particulières, constituées chacune de 2 dichasiums insérés à des niveaux différents (pléiochasium) mais dont les axes se terminent non plus par la fleur mâle du dichasium terminal

Fig. 63.— Schéma d'une inflorescence pluriflore montrant la réalisation du pléiochasium.



mais par un bourgeon végétatif (*fig. 64*). Ainsi, il semblerait que l'axe inflorescentiel, après avoir donné naissance à des dichasiums latéraux complets ou incomplets, ait été capable de reprendre une activité végétative à la suite de perturbations physiologiques dues à nos conditions expérimentales.

Fig. 64.— Schémas de 2 inflorescences dans lesquelles la fleur mâle du dichasium terminal est remplacée par un bourgeon végétatif.

CHAPITRE III

ANOMALIES DE LA FLEUR MÂLE

Nous avons décrit la fleur mâle simple du *Begonia tuberhybrida*; cependant les variétés horticoles sont caractérisées par l'existence de fleurs pleines dont l'organisation montre des variations importantes et l'on peut considérer 2 types floraux intéressants remplaçant la fleur mâle typique: la fleur hermaphrodite et la fleur femelle apparues par modifications morphologiques des étamines et quelquefois leur multiplication.

Il faut ajouter que les techniques expérimentales que nous avons utilisées ont déterminé la formation de 2 autres types d'anomalies: la virescence de la fleur et la présence de caractères inflorescentiels au niveau du réceptacle floral.

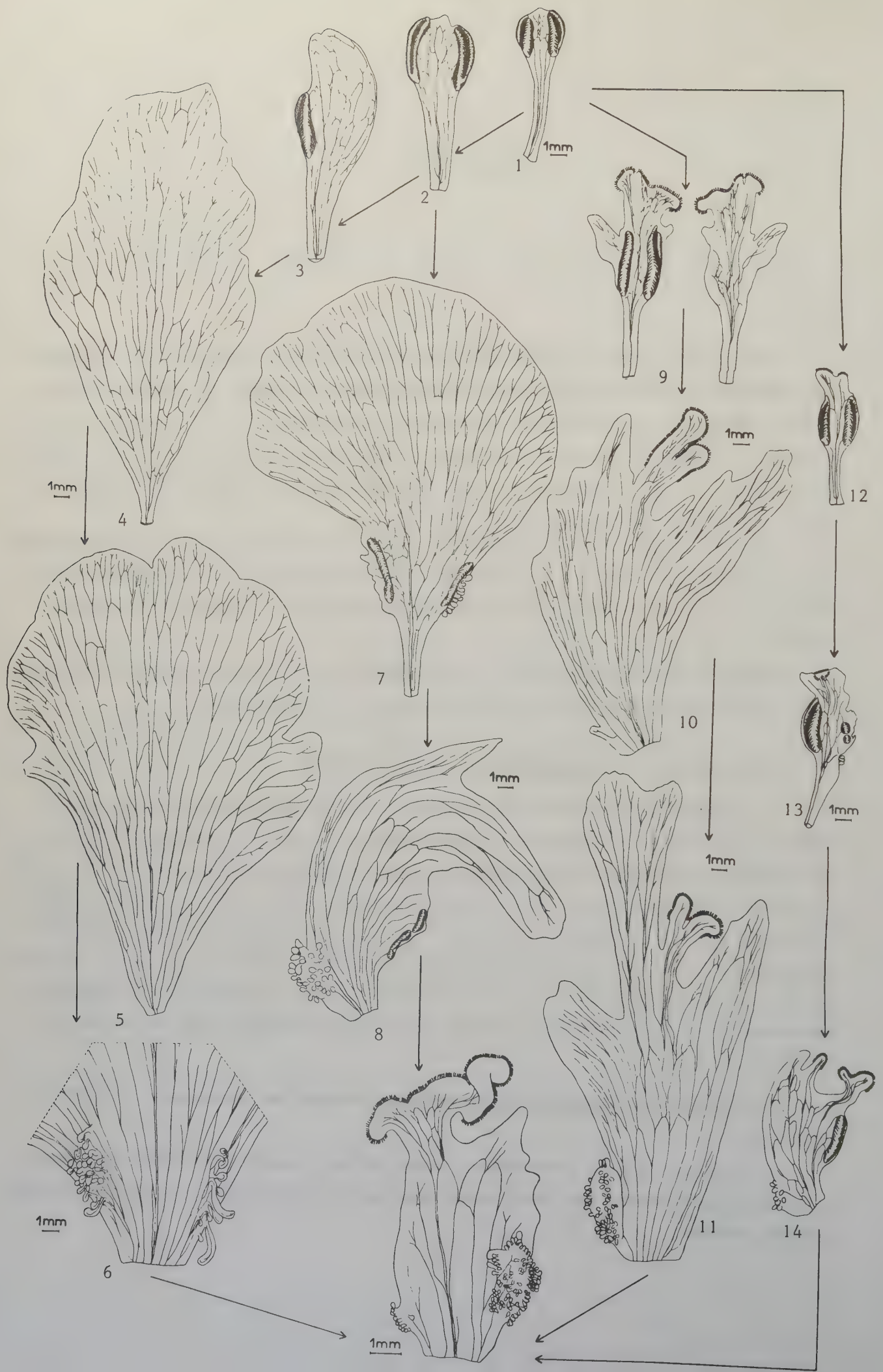
Avant de décrire les types floraux spontanés ou induits expérimentalement, nous étudierons les variations morphologiques de l'étamine.

I.- VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DE L'ÉTAMINE

La culture en photopériodes anormales (éclairage quotidien de 18 et 24 heures) détermine des morphoses tératologiques au sein de l'androcée; à côté des étamines typiques, des staminodes et des pièces pétaloïdes porteuses ou non de masses ovulifères qui existent spontanément, on peut observer aussi l'apparition de pièces hermaphrodites jamais rencontrées chez des plantes cultivées normalement. C'est ainsi qu'il nous a été possible d'établir une série évolutive représentant tous les termes de transition entre l'étamine et le carpelle. Nous décrirons successivement toutes les formes observées dans cette série (*fig. 65*).

A.- TRANSITION ETAMINE-PETALE-CARPELLE (anomalies spontanées, *fig. 65*, 1 à 6 et 15).

Cette morphogenèse spontanée s'opère selon 3 stades successifs au cours desquels apparaissent des staminodes stériles et fertiles et de véritables carpelles ouverts.



1.- Étamine-staminode stérile

La pétalisation s'opère progressivement, les sacs polliniques régressent en même temps que le filet se raccourcit; le staminode (°) formé revêt des formes différentes selon les fleurs et montre souvent une dissymétrie.

Le premier terme de transition représente une étamine mais le filet et le connectif sont élargis (*fig.65,2*), les sacs polliniques restant normalement constitués. La nervure parcourant le filet se ramifie abondamment dans la région apicale en même temps que les rameaux latéraux se dédoublent dès la base et contribuent pour la plus grande part à l'irrigation des sacs polliniques; au niveau du connectif, nervures médiane et latérales sont anastomosées. Dans



Fig.66.- Staminode fertile à loges polliniques inégales.

une autre pièce analogue (*fig.66*), c'est la région basale du connectif qui s'est élargie, la nervation est identique à la précédente; on remarque cependant une légère inégalité de taille des sacs polliniques; on observe ici l'échancrure intéressant l'apex de la pièce annonçant l'émargination fréquemment rencontrée dans les pétales normaux.

Les 2 pièces suivantes (*fig.67*) montrent un élargissement plus important du connectif et l'anthère, toute entière, est prolongée par une lame pétaloïde dissymétrique abondamment irriguée par les

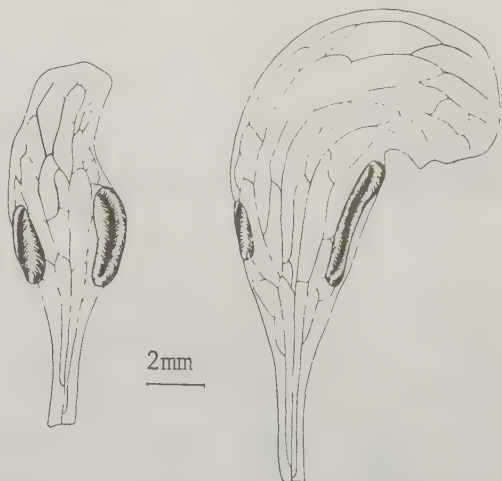
Fig.65.- Nervation de quelques pièces tératologiques remplaçant les étamines; 1, face abaxiale de l'étamine normale; 2, face abaxiale d'une étamine à filet et connectif élargis; 3, face abaxiale d'un staminode fertile; 4 et 5, staminodes stériles; 6, staminode portant des ovules et des languettes filiformes en position marginale basale; 7, face abaxiale d'un staminode portant à la fois sacs polliniques et ovules; 8, carpelle ouvert fertile mais dépourvu de stigmate et portant encore un sac pollinique; 9, faces abaxiale et adaxiale d'une étamine stigmatifère; 10, staminode stérile muni d'un stigmate bifide; 11, carpelle ouvert fertile fortement pétalisé; 12, face abaxiale d'une étamine stigmatifère; 13, face abaxiale d'une étamine ovulifère et stigmatifère; 14, carpelle ouvert fertile muni d'un sac pollinique; 15, carpelle ouvert fertile à stigmate bifide. Les pièces 7, 8, 13 et 14 sont expérimentalement induites par la lumière.

(°) Nous appellerons staminode toute pièce occupant la place d'une étamine:

- staminode fertile (pourvu de sacs polliniques),
- staminode stérile (entièrement pétalisé),
- staminode ovulifère (porteur d'ovules).

ramifications issues de la nervure médiane provenant du filet et de ses branches latérales. Au niveau des sacs polliniques encore présents dans ces staminodes la structure histologique est celle d'une pièce diplophylle.

Figure 65,3.- La pièce est asymétrique: d'un côté une demi anthère subsiste, irriguée comme celle de l'étamine typique, de l'autre côté une lame pétaloïde bien développée irriguée par les nombreuses branches issues du faisceau conducteur latéral dédoublé dès sa base. Il s'agit ici d'un staminode fertile.



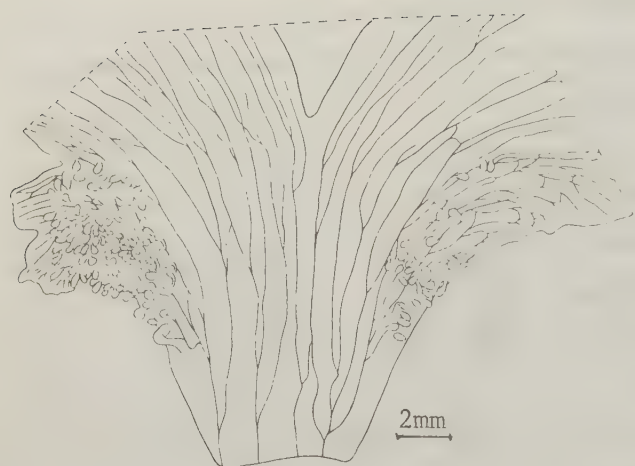
Les sacs polliniques ont complètement disparu (*fig.65,4*). Nous sommes en présence d'un staminode stérile à onglet très court parcouru, à la base, par une

unique nervure abondamment ramifiée dans le limbe. A côté de ce type de pièce, il existe aussi des staminodes présentant dès la base 2 ou 3 nervures très ramifiées; la nervation est, de plus, accrue par la présence de certaines branches récurrentes latérales; ce dernier type staminodial réalise un véritable pétale échancré (*fig. 65,5*).

Fig.67.- 2 staminodes fertiles à connectif fortement élargi et prolongé en une lame pétaloïde dissymétrique.

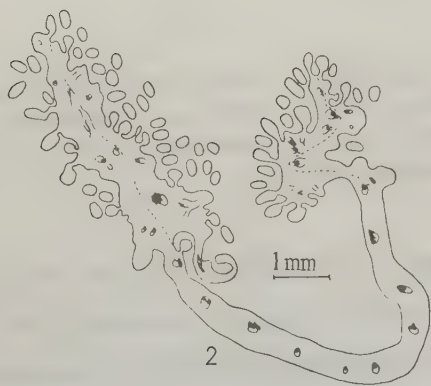
2.- Staminodes ovulifères

Dans la fleur mâle, certaines pièces pétalisées portent souvent à leur base des languettes filamenteuses marginales et submarginales, plus ou moins brillamment colorées, parcourues chacune par un faisceau conducteur simple ou bifurqué provenant des ramifications latérales d'une nervure marginale (*fig.65, 6*). Les languettes sont en réalité l'homologue des ovules, elles sont irriguées de la même manière et nous montrerons qu'il est possible de mettre en évidence une série de formes de transition entre ces 2 catégories de pièces (voir p.120 à 121). Des coupes transversales pratiquées à la base d'une pièce porteuse d'ovules montrent, par son caractère diplophylle (faisceaux vasculaires orientés de façon inverse), qu'il s'agit bien d'une étamine modifiée. La masse des ovules entremêlés d'appendices pétaloïdes est parfois considérable à la base de la pièce (*fig.68,1*) dont les zones submarginales et marginales se sont épaissies en placentas (l'irrigation présente toujours un caractère diplophylle, *fig.68,2*).

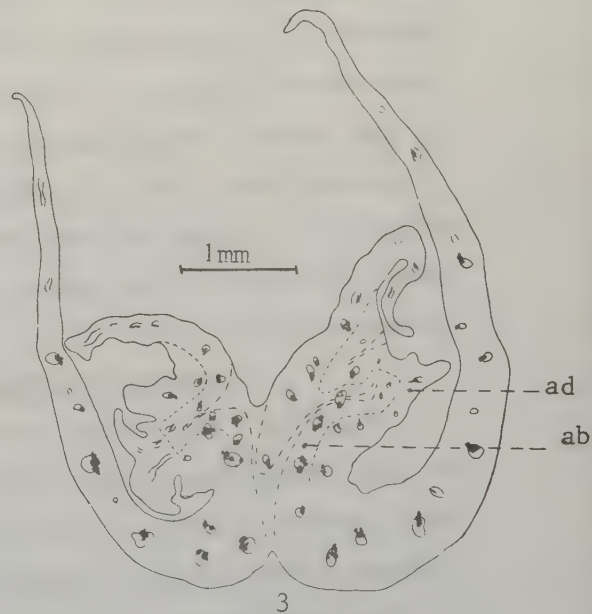


1

Fig. 68.- Staminode ovulifère; 1, région marginale basale; 2, coupe histologique de la région ovulifère. La ligne de pointillés représente la limite fictive des 2 lames de la feuille diplophylle.

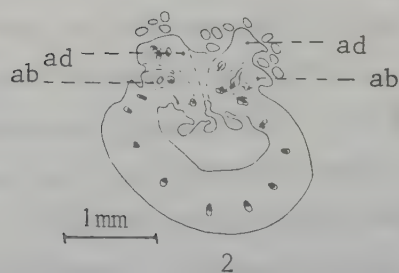


2

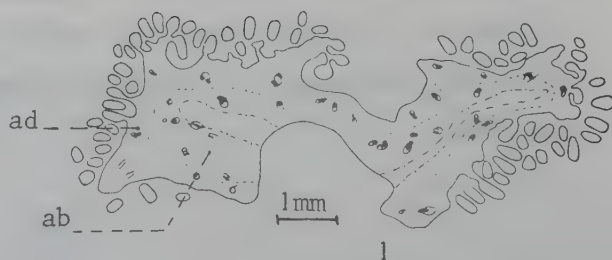


3

Fig. 69.- Coupes histologiques de staminodes ovulifères; 1, staminode à marges ovulifères repliées sur la face abaxiale; 2, staminode scyphié; 3, 2 staminodes unis par une de leurs marges; ad, lame adaxiale; ab, lame abaxiale. La ligne-----indique le mode de repli de la marge; la ligne----délimente les lames adaxiale et abaxiale de la feuille diplophylle.



2



1

C'est un nombre considérable de pièces mâles ainsi modifiées que nous avons examinées au cours de notre étude, avec l'objectif bien défini d'essayer de comprendre la morphologie si particulière du carpelle du *Begonia* avec ses placentas bifides. L'observation de 3 types de morphoses édifiées sous l'influence de la lumière nous a permis d'élucider le mode de fermeture du carpelle d'une part, et le mode d'union de 2 carpelles adjacents d'autre part (*fig.69*).

La pièce dont la coupe est représentée *figure 69,1*, fortement épaissie à la base et porteuse de 2 masses ovulifères, est très intéressante; en effet, de part et d'autre de la région médiane, on remarque 2 placentas dont l'irrigation est très complexe. Cependant, il est possible de déterminer la part des lames adaxiale et abaxiale de la feuille diplophylle dans l'édification de ces placentas (épaissis par le repli de la feuille dans ses 2 régions marginales) grâce à l'observation de la position relative des éléments conducteurs dans les faisceaux qui l'irriguent et que l'on peut disposer par la pensée selon 4 strates formées par la lame adaxiale (ad) et la lame abaxiale (ab) repliées.

La *figure 69,2* représente la coupe d'une pièce scyphiée et met en évidence le mode de fermeture du carpelle: on y retrouve le repli marginal des 2 lames (adaxiale et abaxiale) épaissies en placenta et portant les ovules.

Enfin, la connotation de 2 staminodes ovulifères (*fig.69,3*) montre bien et sans ambiguïté comment ont pu se constituer les placentas bifides chez la plante qui nous intéresse; les marges repliées des lames, appartenant aux 2 feuilles diplophylles connées, constituent les placentas dans lesquels on retrouve la somme des faisceaux contribuant à leur irrigation.

3.- Staminode ovulifère-carpelle ouvert

Certains staminodes ovulifères se rapprochent de la morphologie du carpelle par la présence de pièces stigmatiques apparaissant dans la région apicale et s'y développant alors que la lame pétaloïde régresse (*fig.65,15* et *75,5*).

La *figure 70* montre une série de pièces appartenant à une fleur mâle mais présentant cependant des caractères femelles; ce sont donc des staminodes. A la base se trouvent les masses d'ovules plus ou moins entremêlés de lobes pétaloïdes filiformes et dans la région apicale une branche stigmatique se différencie (*fig.70,1*), deux branches (*fig.70,2*) et enfin un véritable stigmate bifide (*fig.70,3*) prolongeant un style en voie de différenciation. L'irrigation, abondante au niveau des stigmates, provient toujours de la ramification des nervures de la région médiane du staminode ainsi que le montrent les coupes sériées (*fig.71*).



Fig. 70. - Staminodes ovulifères et stigmatifères constituant des carpelles ouverts; 1, une seule branche stigmatique; 2, 2 branches stigmatiques; 3, un stigmate bifide.

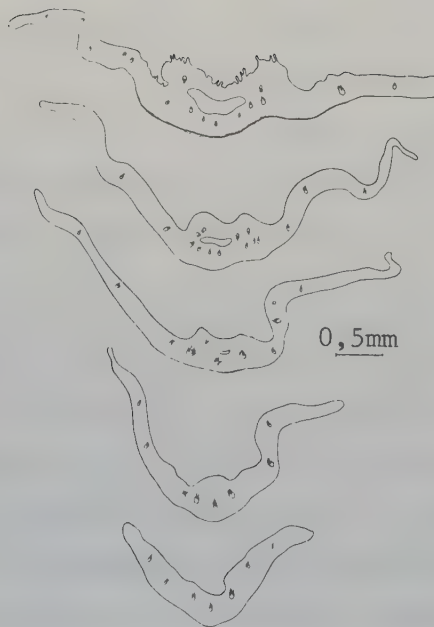


Fig. 71. - Coupes histologiques s rie es d'un carpelle ouvert au niveau des lobes stigmatiques.

Figure 72.— Ce type de pièce est encore un staminode ovulifère mais la partie pétalisée a complètement disparu; seule subsiste la région médiane du pétale repliée en gouttière (canal stylaire) et terminée par un stigmate; il s'agit ici d'un carpelle ouvert qui occupe la place d'une étamine.

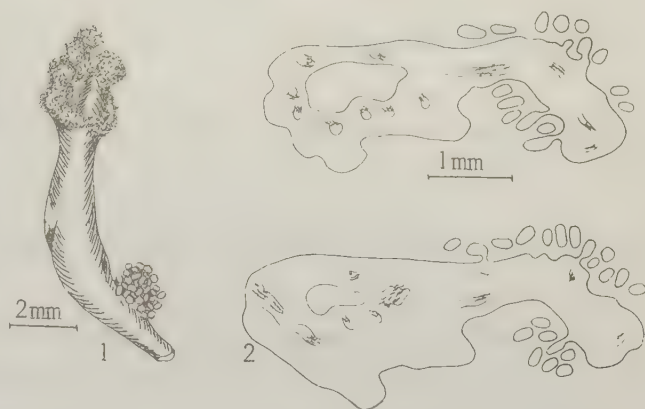


Fig.72.— 1, staminode ovulifère et stigmatifère; 2, coupes histologiques au niveau de la zone ovulifère.

Les pièces que nous décrivons maintenant représentent des pièces hermaphrodites: quoique provenant aussi de fleurs mâles,

elles portent à la fois des caractères mâles et femelles.

B.- ETAMINE-STAMINODE OVULIFERE-CARPELLE (anomalies expérimentales, *fig.65*, 1, 2, 7, 8, 15).

Dans la série conduisant de l'étamine au carpelle, on remarque que le filet staminal devient d'abord plus court et plus large, son irrigation se complique. La régression progressive des sacs polliniques et le développement d'ailes pétaloïdes de grande taille conduisent à l'édification de staminodes du type de celui qui a été décrit précédemment (*fig.65*, 1 à 4). La présence d'une rangée d'ovules remplaçant un sac pollinique sur la lame adaxiale (d'un côté ou des 2 côtés) détermine la formation d'un staminode ovulifère (*fig.65*, 7 et 75, 2). Si la rangée d'ovules existe à la fois sur les 2 lames et des 2 côtés de la pièce, il en résulte un véritable carpelle. La *figure 65*, 8 montre un staminode pourvu d'un côté d'un épais massif ovulifère et de l'autre côté de rudiments de sacs polliniques. Enfin, là encore, le terme ultime de la série est le carpelle ouvert pourvu de son stigmate (*fig.65*, 15 et 75, 5).

C.- ETAMINE-STAMINODE STIGMATIFERE ET OVULIFERE-CARPELLE (anomalies spontanées, *fig.65*, 1, 9 à 11, 15).

Dans cette troisième série étamine-carpelle, les formes de transition représentent encore des pièces hermaphrodites. La pièce mâle comprend un filet et une anthère dans laquelle la lame adaxiale est stérile et pétaloïde et l'apex du connectif est occupé par une zone stigmatifère très abondamment irriguée (*fig.65*, 9 et 75, 3).

La régression des 4 sacs polliniques est accompagnée de la pétalisation

totale de la pièce dont l'apex porte un appareil stigmatifère bilobé (*fig.65, 10*).

La présence de massifs ovulifères à la base d'une pièce semblable ajoute encore à son caractère femelle (*fig.65,11*).

Enfin par régression plus importante des lames pétaloïdes se constitue le carpelle (*fig.65,15*).

D.- ETAMINE-ETAMINE STIGMATIFERE ET OVULIFERE-CARPELLE (anomalies expérimentales, *fig.65, 1, 12 à 15*).

La dernière série des pièces intermédiaires entre étamine et carpelle renferme de véritables pièces hermaphrodites induites expérimentalement.

Le connectif, élargi et pétaloïde, se prolonge en une languette plus ou moins large, munie de papilles stigmatiques; l'irrigation est analogue à celle d'une étamine normale (*fig.65,12*). Remarquons que la présence de papilles stig-

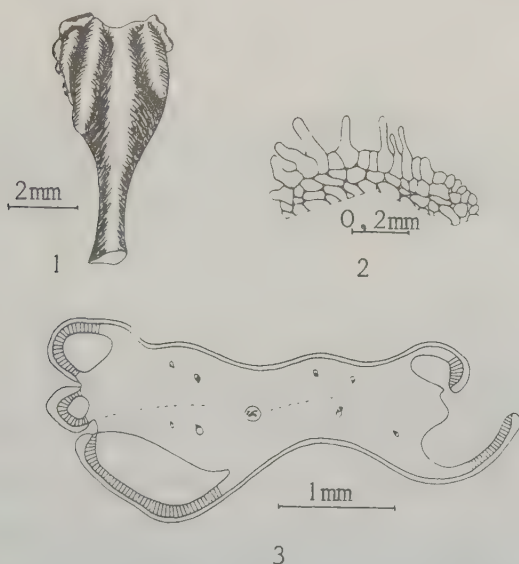


Fig.73.- 1, étamine stigmatifère à sacs polliniques hypertrophiés; 2, papilles stigmatiques mises en évidence par des coupes histologiques; 3, coupe histologique au niveau de l'anthère.

matiques, première manifestation du caractère femelle dans ces pièces n'est pas toujours visible à l'oeil nu et, dans certains cas, seules des coupes sériees nous ont permis de les mettre en évidence en petit nombre dans la région apicale d'une étamine d'apparence normale dont les sacs polliniques étaient toutefois hypertrophiés (*fig.73*).

La deuxième manifestation du caractère femelle est la présence d'ovules au niveau des sacs polliniques (*fig.65, 13 et 74*). Les coupes sériees de telles pièces montrent (*fig. 75,4*) que le remplacement d'un sac pollinique par une rangée d'ovules s'opère toujours en premier lieu



Fig.74.- Etamine portant de nombreux ovules au niveau des sacs polliniques.

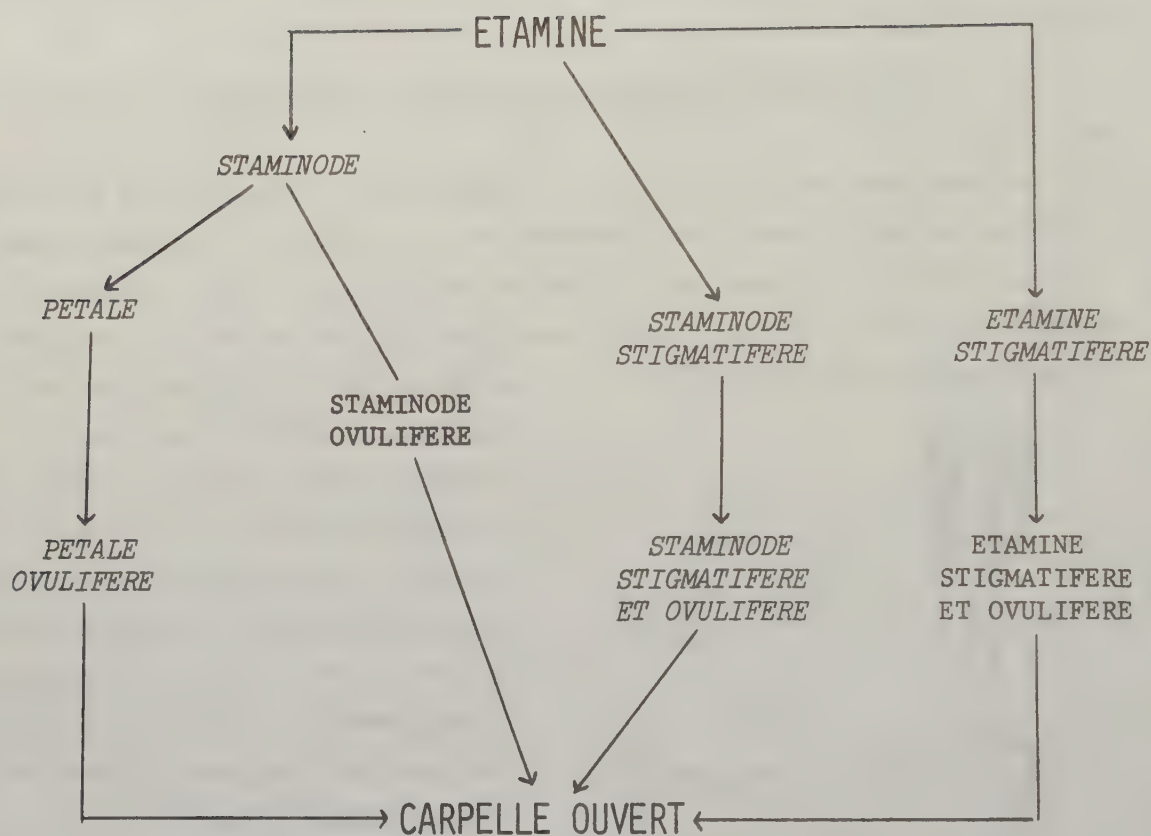


Fig.76.- Tableau schématisant les 4 voies parallèles selon lesquelles s'est opérée la transformation de l'étamine en carpelle ouvert, spontanément (en italique) ou expérimentalement (en capitales).

sur la lame adaxiale. L'irrigation est comparable à celle d'une étamine normale.

La dernière pièce de la série (*fig. 65, 14*) précédant immédiatement le carpelle montre, d'un côté, un rudiment de sac pollinique, de l'autre, un massif ovulaire, le tout surmonté de lobes stigmatiques.

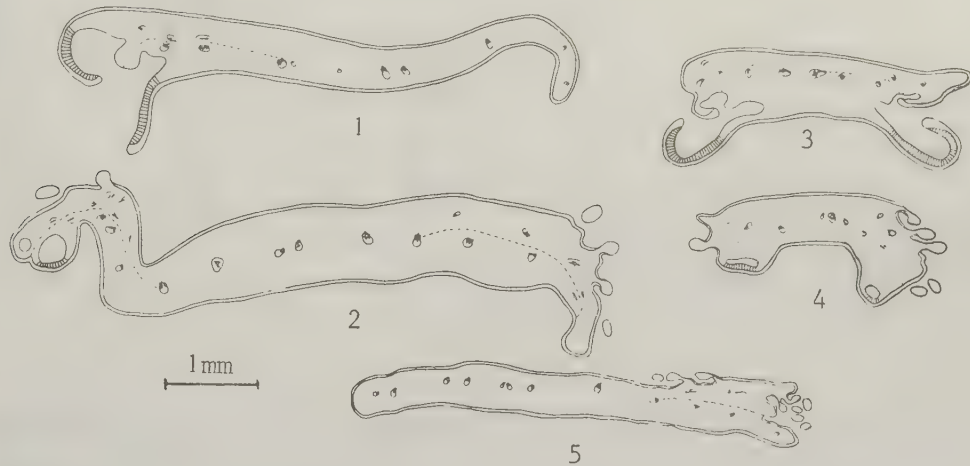


Fig. 75. - Coupes histologiques de quelques pièces mâles tératologiques; 1, staminode fertile; 2, staminode ovulifère; 3, staminode fertile; 4, étamine ovulifère; 5, carpelle ouvert.

Pour résumer, nous dirons que, dans les nombreuses fleurs mâles que nous avons disséquées, nous avons eu la possibilité de mettre en évidence le passage de la pièce mâle (étamine) à la pièce femelle (carpelle), de nombreuses pièces très diversement constituées formant la transition. L'examen de ces formes de transition nous a montré que 4 voies parallèles pouvaient être suivies (*fig. 65*). Nous schématiserons le processus dans le tableau représenté *figure 76, p. 77*.

E. - CARACTERE DOUBLE DE L'ETAMINE

Le caractère diplophyllé de l'étamine, difficile à mettre en évidence dans une pièce normale, est très net chez les pièces hermaphrodites et chez certaines étamines tératologiques dont nous décrirons un exemple. La pièce pel-tée représentée *figure 77*, occupant la place d'une étamine, porte des sacs polliniques et un connectif pétaloïde muni à son apex d'un court appendice stigmatique. Des coupes histologiques (*fig. 77, 4*) montrent nettement des faisceaux libéro-ligneux orientés de façon inverse et disposés de la même manière

que ceux d'un limbe foliaire scyphié ou diplophylle. L'étamine est donc bien une pièce diplophylle dont le caractère double est révélé dans les formes tératologiques spontanées ou induites expérimentalement.



Fig. 77.- Etamine stigmatifère peltée; 1, vue de profil ; 2, face adaxiale; 3 , face abaxiale ; 4, coupe histologique.



II.- VARIATIONS DES FLEURS DOUBLES

FERMOND (130) avait classé les fleurs doubles en plusieurs catégories en considérant le verticille dont les pièces s'étaient multipliées. Parmi les nombreuses fleurs mâles que nous avons examinées, nous avons rencontré des types de fleurs pleines qui entrent dans la catégorie des fleurs staminodées selon la terminologie de cet auteur.

Les fleurs staminodées sont diversement organisées selon les modifications morphologiques subies par les étamines et selon la disposition des pièces qui en résultent. En effet, nous avons observé et décrit pages 68 à 78 le remplacement des pièces reproductrices mâles par des staminodes fertiles ou stériles, des staminodes ovulifères et stigmatifères ou même par de véritables petits carpelles fertiles dont la disposition diffère au sein des fleurs devenues ainsi pleines. Il nous a donc été possible d'établir des séries de diagrammes montrant l'évolution de la *fleur mâle* vers la fleur pleine et stérile, puis vers la fleur

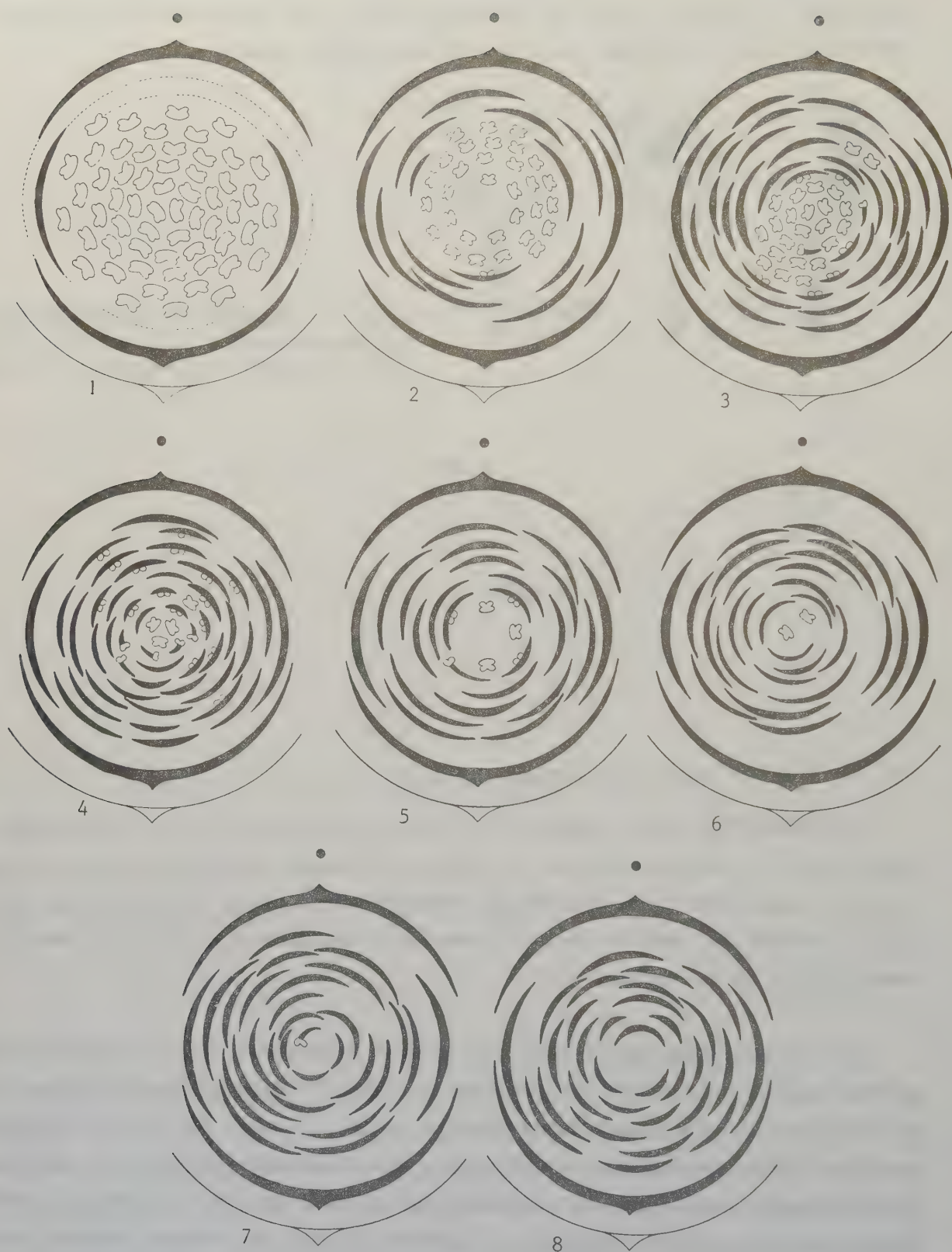


Fig. 78.- Evolution fleur mâle-fleur stérile; 1, fleur normale; 2 à 7, les staminodes stériles apparaissent en direction acropète; 8, fleur pleine stérile.

pleine hermaphrodite et enfin vers la fleur pleine unisexuée femelle plus ou moins bien constituée.

Il faut toutefois remarquer que le périclype de toutes ces fleurs ne subit aucune variation morphologique : il est toujours constitué de deux sépales pétaloïdes antéropostérieurs et de deux pétales latéraux.

A.- STERILISATION DE LA FLEUR

La pétalisation progressive des étamines s'opère en direction centripète (*fig.78*), les étamines centrales étant toujours modifiées en dernier et les fleurs renferment alors des étamines entremêlées de pièces pétaloïdes (staminodes fertiles ou stériles).

Figure 78,2.- A la place des 10 étamines externes se trouvent des staminodes stériles, un staminode est fertile et le centre de la fleur est occupé par 31 étamines typiques.

Figure 78,3.- On remarque ici une pétalisation plus importante des pièces; en effet, on compte 36 staminodes dont 8 sont fertiles et 23 étamines.

Figure 78,4.- Dans ce diagramme, le nombre des staminodes fertiles est plus élevé encore : 23 staminodes stériles, 21 staminodes fertiles et le nombre des étamines normales est réduit à 4.

Les quatre diagrammes suivants montrent comment, par réduction du nombre des staminodes fertiles et des étamines vraies, on aboutit à une fleur pleine entièrement stérile.

Figure 78,5.- 22 staminodes dont 4 fertiles et 3 étamines normales.

Figure 78,6.- 26 staminodes stériles et deux étamines normales.

Figure 78,7.- Un unique staminode fertile et 26 staminodes stériles.

Le terme ultime de cette série (*fig.78,8*) représente une fleur pleine stérile, toutes les étamines sont remplacées par des pièces pétaloïdes : la fleur comprend donc un périclype normal entourant 29 staminodes stériles.

B.- BISEXUALISATION DE LA FLEUR

Dans les fleurs ainsi devenues pléiomères par pétalisation des étamines il n'est pas rare de remarquer, parmi les staminodes stériles ou fertiles et même les étamines normales, la présence de pièces pétaloïdes ovulifères ou stigmatifères qui ne sont que des pièces mâles ayant acquis des caractères femelles (pièces hermaphrodites). On se trouve donc ici en présence de fleurs hermaphrodites.

Figure 79,1.- Le caractère mâle est encore prédominant mais des stigmates apparaissent sur certaines pièces. On peut ainsi dénombrer, en plus des pièces

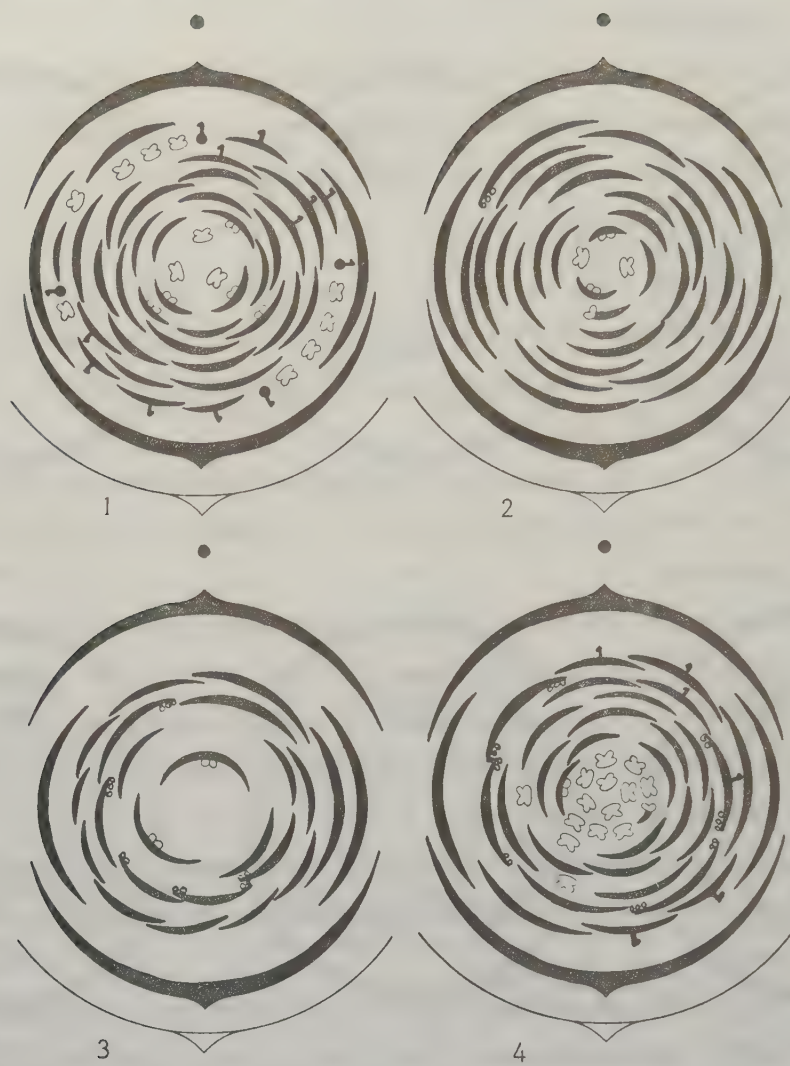


Fig.79.- Bisexualisation de la fleur mâle; 1, appa-
rition de staminodes et de "styles" stigmatifères;
2 et 3, présence de staminodes ovulifères à la péri-
phérie; 4, "fleur hermaphrodite".

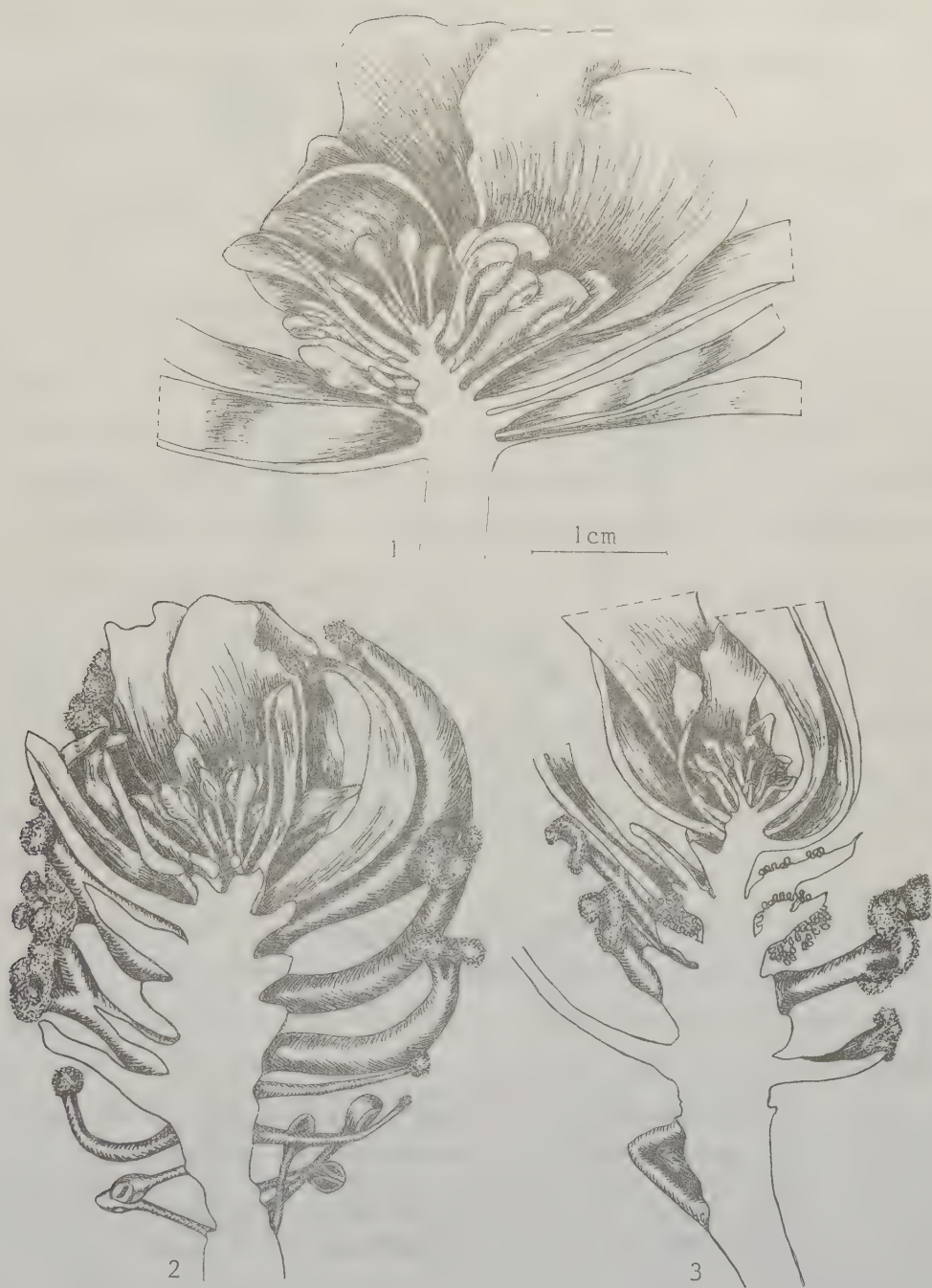


Fig. 80. - Coupes longitudinales de 3 fleurs mâles pleines mettant en évidence l'allongement du réceptacle; 1, fleur mâle avec étamines, staminodes stériles ou fertiles; 2 et 3, fleurs hermaphrodites de constitution variable.

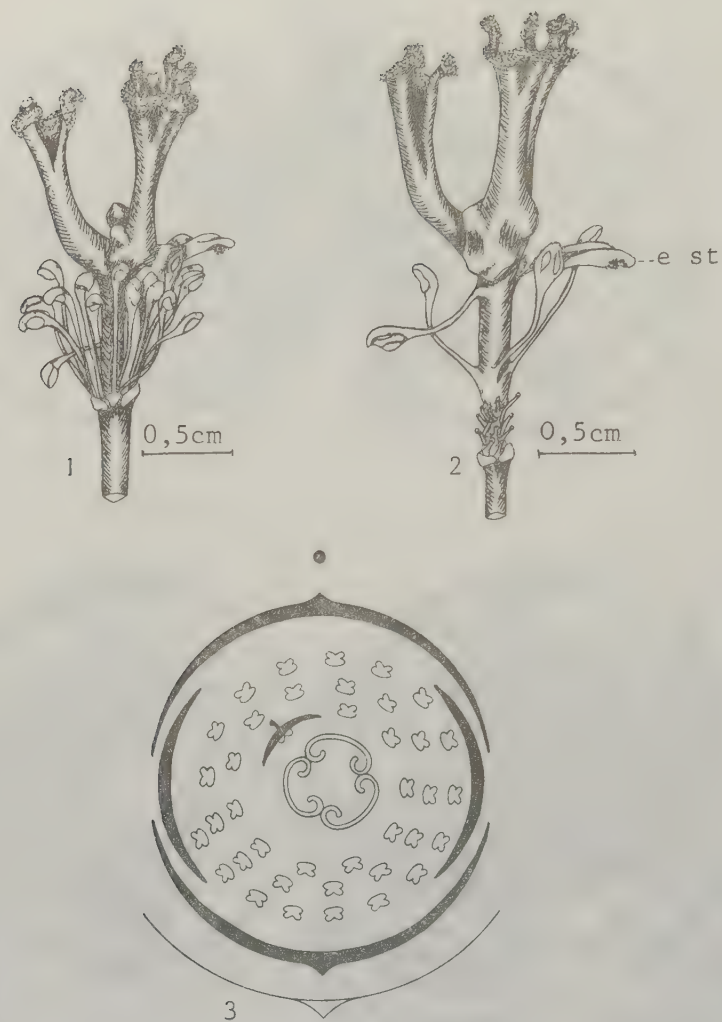


Fig. 81.- Vêritable fleur hermaphrodite; 1, le péricanthe a été enlevé pour montrer l'androcée entourant un vêritable gynécée; 2, le gynécée stérile est porté par un axe sur lequel est insérée une pièce herma- phrodite (e st); 3, diagramme.

à caractères mâles (26 staminodes dont 5 fertiles et 12 étamines normales), 13 pièces à caractères femelles (9 staminodes stigmatifères et 4 " styles " stigmatifères rudimentaires).

Figure 79,2.- Un staminode externe porte à la base un massif d'ovules sur l'une de ses marges, puis on compte 29 staminodes dont 3 fertiles et 2 étamines normales.

Figure 79,3.- Le nombre des pièces ovulifères est plus élevé : la fleur comprend alors 17 staminodes dont 2 fertiles et 5 pièces ovulifères.

Figure 79,4.- Ici, le caractère femelle est encore plus accentué : 4 staminodes ovulifères (l'un d'entre eux porte, en outre, des stigmates) et 5 staminodes stigmatifères se trouvent à la périphérie de la fleur, 19 staminodes stériles, 2 staminodes fertiles et 14 étamines normales en occupent le centre.

La coupe longitudinale de fleurs (*fig. 80*) des types précédents (fleurs stériles ou hermaphrodites) montre d'abord que le réceptacle conique tend à s'allonger quand le nombre des pièces augmente et que les modifications intéressant les étamines s'opèrent en séquence acropète; en effet, les staminodes apparaissent en premier lieu à la périphérie de la fleur de même que les pièces à caractères femelles et il subsiste toujours un bouquet d'étamines à l'apex du réceptacle floral.

Enfin, la *figure 81* représente une véritable fleur hermaphrodite qui ne peut être comparée à aucune des 4 fleurs précédentes ; on remarque la présence de 38 étamines normales insérées sur un réceptacle allongé et surmontées d'un appareil femelle comprenant 3 styles stigmatifères et une quatrième pièce (e st) qui est en réalité une pièce hermaphrodite (un rudiment de sac pollinique et un stigmate rudimentaire). Les coupes pratiquées dans la région inférieure du gynécée montrent une masse de tissu sans aucune indication de loge ovarienne; dans la région supérieure, on remarque la présence de canaux stylaires et l'ensemble se termine par 3 stigmates bifides normalement constitués. Le péricarpe tétramère est normal.

C.- FLEUR UNISEXUEE FEMELLE

Dans les fleurs que nous décrivons maintenant et qui occupent toujours la place d'une fleur mâle, on remarque la disparition complète des sacs polliniques et l'acquisition progressive de caractères femelles (massifs ovulifères, styles et stigmates) sur une partie des pièces staminodiales ou sur leur ensemble, et, la constitution, au terme ultime de la série, d'un véritable gynécée.

Les diagrammes correspondant à ces types floraux constituent une série

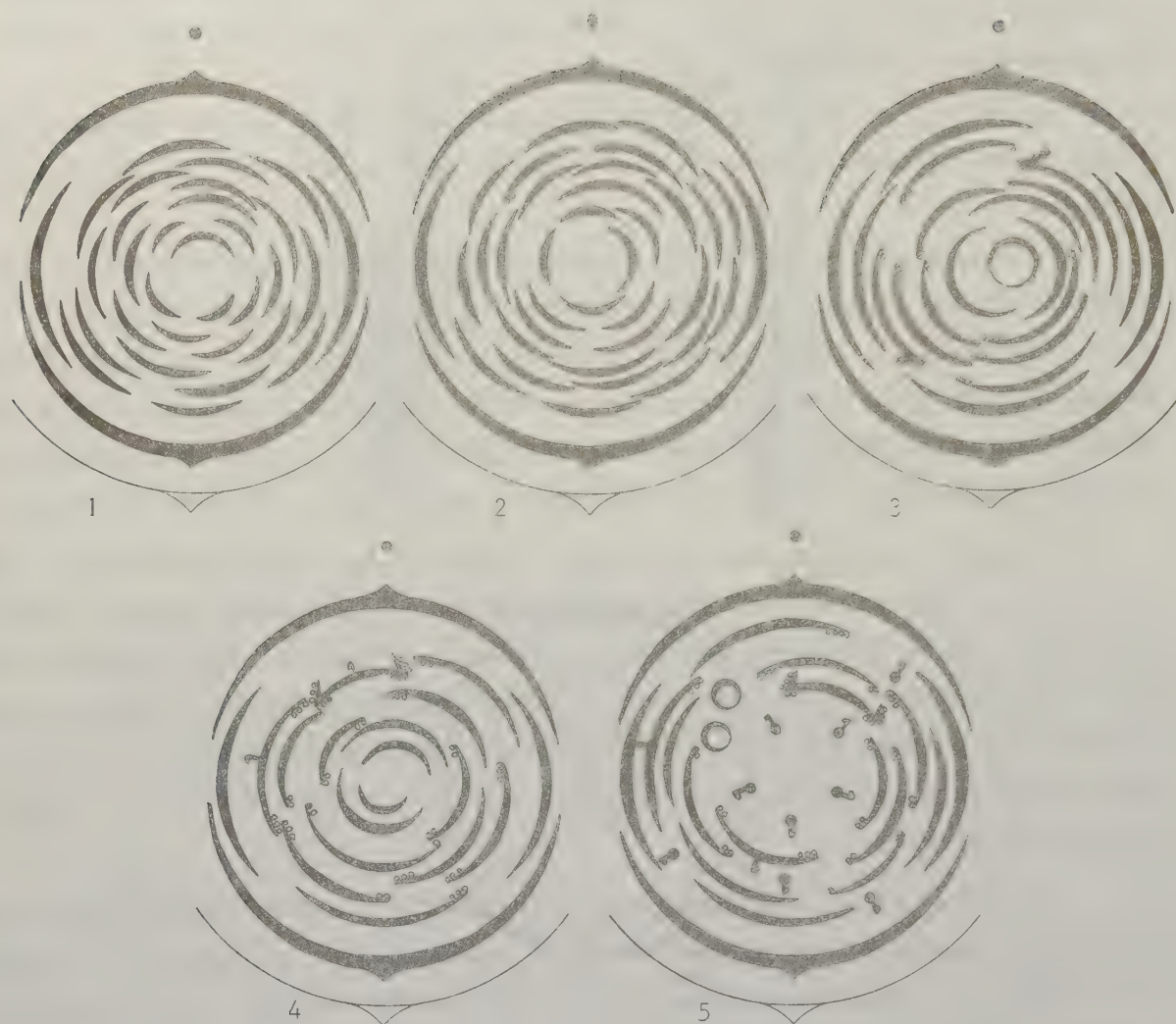


Fig. 82. - Fleurs devenues unisexuées femelles; 1, fleur pleine stérile; 2, caractère femelle représenté par 2 staminodes stigmatifères; 3 et 4, le nombre des staminodes ovulifères et stigmatifères est supérieur à celui des staminodes stériles; 4, "styles" stigmatifères réunis au centre de la fleur.

montrant tous les termes de transition entre une fleur mâle stérile (le périanthe renferme uniquement des staminodes stériles) et une fleur unisexuée femelle représentant par conséquent le phénomène curieux de transfert des caractères sexuels (*fig.82*).

Figure 82,2.- Deux pièces portant un massif d'ovules sur une de leurs marges sont le seul caractère femelle de cette fleur qui renferme 33 staminodes stériles.

Figure 82,3.- Le caractère femelle est beaucoup plus marqué: 10 pièces ovulifères sur une de leurs marges ou sur les 2 marges, au sommet du réceptacle un staminode stérile scyphié.

Figure 82,4.- Les pièces à caractère femelle sont plus nombreuses que les staminodes stériles occupant le centre de la fleur; en outre, les massifs ovulifères sont accompagnés de stigmates sur 2 de ces pièces.

Figure 82,5.- Cette fleur se rapproche de la précédente par ses pièces pétaloïdes porteuses de massifs ovulifères et stigmatifères; de plus, elle renferme 9 "styles" stigmatifères, les uns disséminés parmi les autres pièces, les autres occupant la région apicale du réceptacle.

Il faut remarquer que dans certaines fleurs, les "styles" stigmatifères peuvent être très nombreux dans la région centrale. La coupe longitudinale

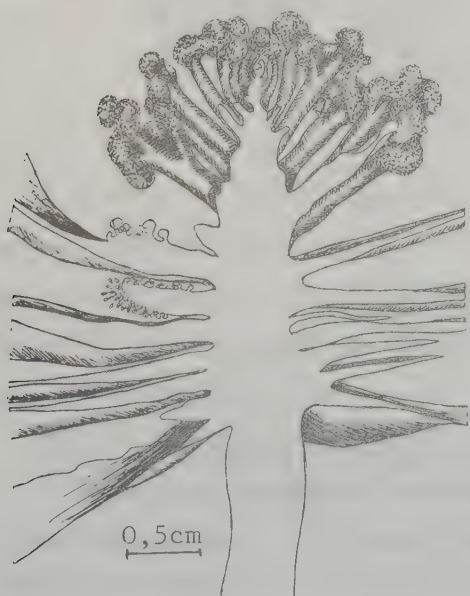


Fig.83.- Coupe longitudinale d'une fleur pleine devenue unisexuée femelle.

d'une fleur de ce type (*fig.83*) met en évidence un allongement important du réceptacle floral sur lequel la disposition des différentes pièces rappelle celle qui caractérise les fleurs "hermaphrodites" décrites p. 81 à 83 et 85.

En outre, il n'est pas rare de remarquer, à la base des "styles" terminant la fleur, la présence de masses d'ovules nus, plus ou moins volumineuses, ce qui constitue un véritable gynécée, le plus souvent pléiomère, représentant, en outre, un cas intéressant de gymnospermie (*fig.84,1* et *85,1*). Les 2 exemples suivants (*fig.84* et *85*) représentent 2 types de fleurs unisexuées femelles. Dans le premier (*fig.84*), on voit, en plus des pièces pétalisées porteuses d'ovules et de stigmates, un groupe terminal de carpelles construits sur le type décrit p. 75 (*fig.72*) et dont la région placentaire est

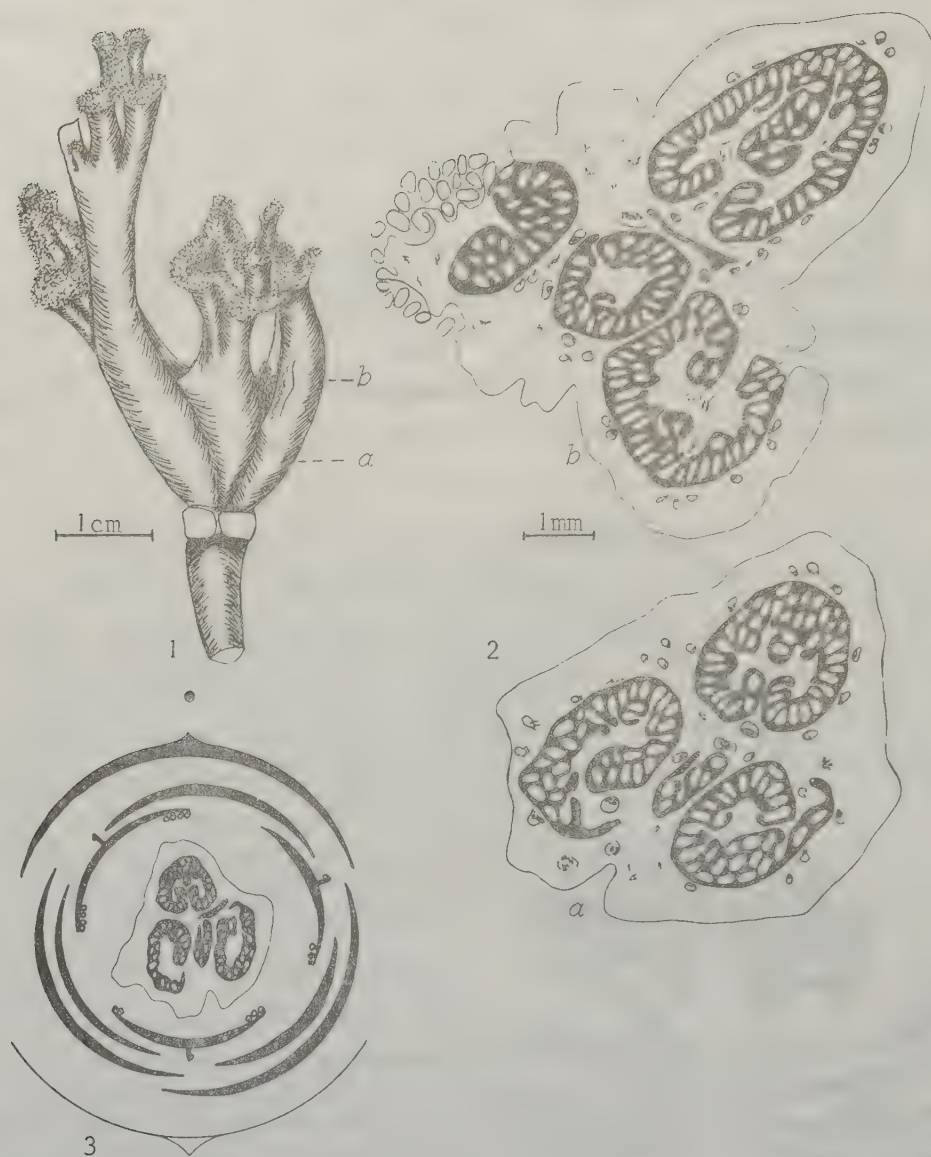


Fig. 85.— Fleur pleine devenue unisexuée femelle; 1, le centre de la fleur est occupé par un gynécée presque parfait; 2, coupes transversales des ovaires, à la base (*a*) et au sommet (*b*); 3, diagramme.

mise à nu (gymnospermie). Dans le second exemple (*fig.85*), le centre de la fleur est occupé par un gynécée (se rapprochant du type parfait et montrant une région ovarienne surmontée de styles et de stigmates) composé de 2 carpelles complètement clos, de 2 carpelles en partie ouverts et d'un carpelle réduit au style et au stigmate (*fig.85,2*).

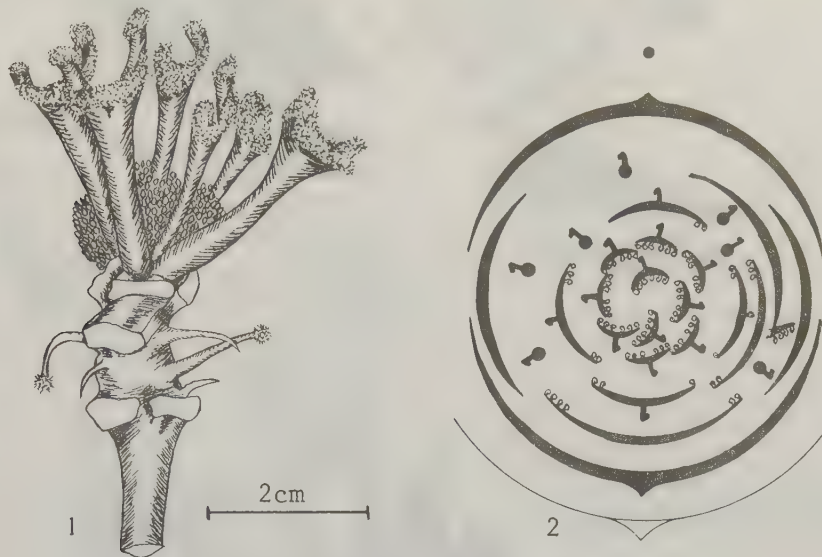


Fig.84.— Fleur pleine devenue unisexuée femelle; 1, le centre de la fleur est occupé par un groupe de "styles" stigmatifères et ovulifères réunis en un véritable gynécée; 2, diagramme.

A côté de ces catégories de fleurs pleines, il faut signaler 2 autres types de fleurs correspondant l'un aux fleurs anthodées de FERMOND (130), l'autre à la diaphyse de VUILLEMIN (313) phénomène particulier selon lequel "la tige reparaît et s'allonge au delà, soit de la fleur complète,..... soit de l'androécée total ou incomplet,...."

Fleurs anthodées de FERMOND

Des fleurs pleines présentent parfois, à l'intérieur d'un péricarpe normalement constitué, un ensemble de staminodes stériles ou ovulifères entourant de véritables petites fleurs de constitution variable. Une coupe longitudinale de cet ensemble complexe montre que l'axe floral allongé se divise au sommet en 2 ou 3 courts rameaux portant chacun des étamines, des staminodes stériles ou ovulifères, des styles stigmatifères disposés de manière à constituer des petites fleurs comparables à celles que nous avons précédemment décrites (*fig.86*).

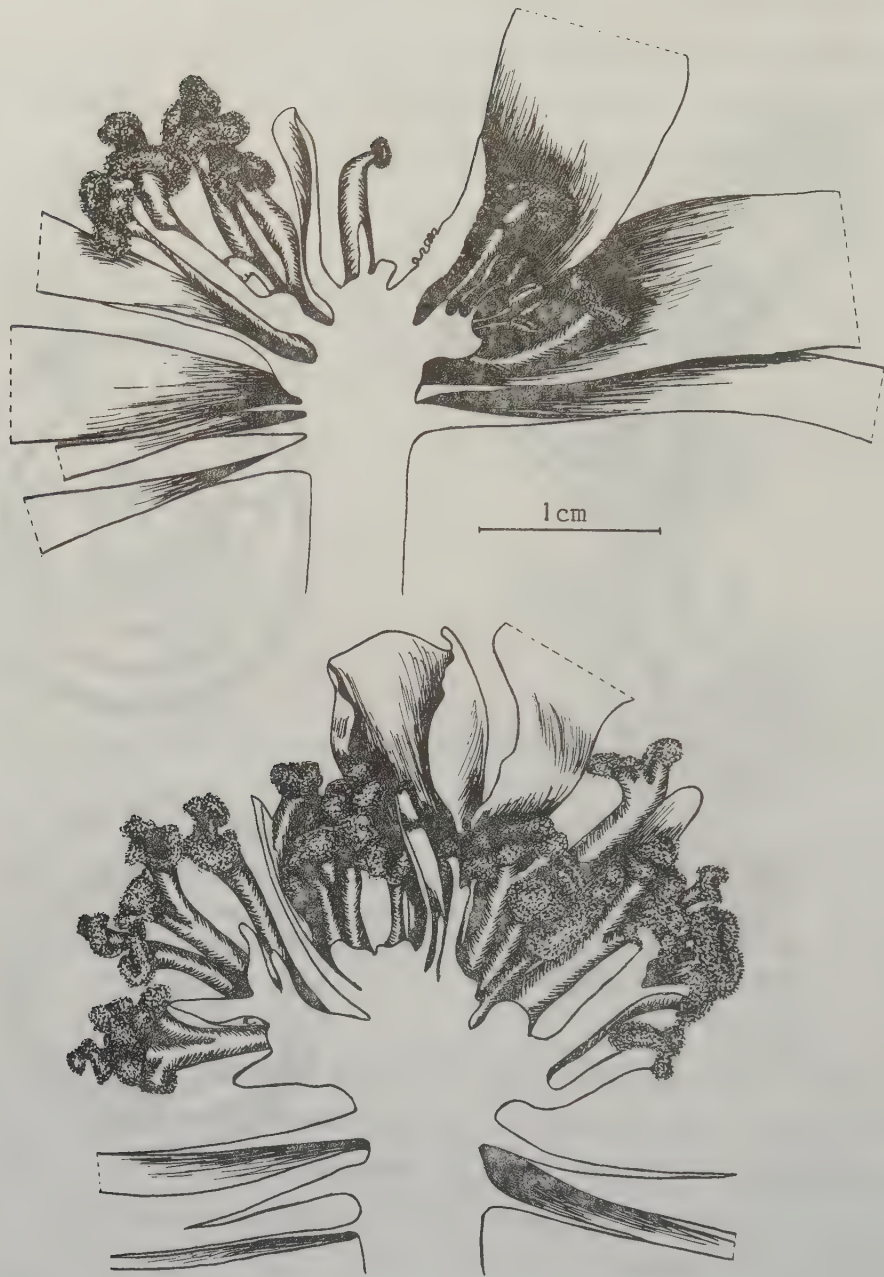


Fig. 86. - Coupes longitudinales de 2 fleurs anthodées.

Diaphyse

L'axe floral reprend son activité, s'allonge considérablement, se bifurque et porte des petites fleurs pédonculées au sein de la fleur principale (fig.87).

Ainsi ce phénomène de diaphyse a pour résultat la présence de caractères d'inflorescence dans la fleur.

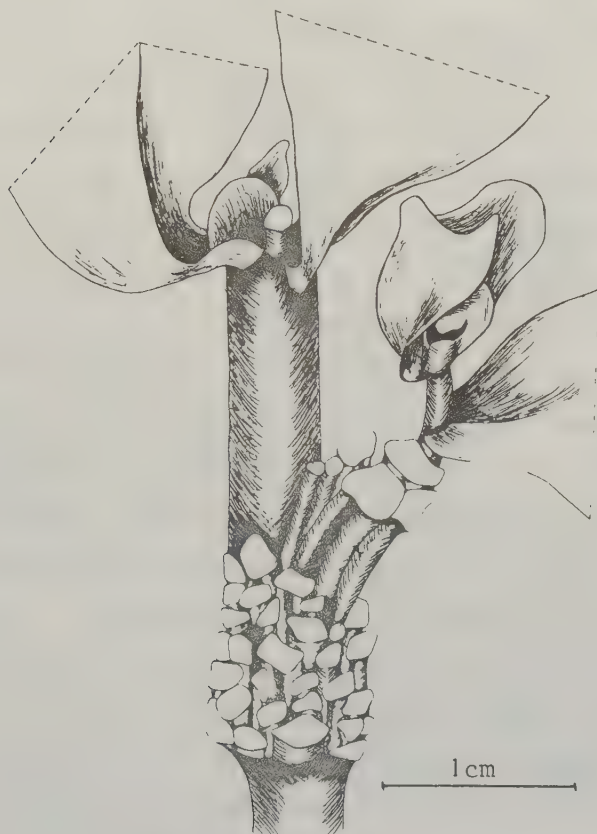


Fig.87.- Fleur présentant le phénomène de diaphyse.

III.-FLEURS VIRESCENTES ET CARACTÈRES D'INFLORESCENCE DANS LA FLEUR

Les inflorescences, décrites p. 65 à 67 et dont les bractées sont plus ou moins foliarisées, peuvent être constituées de fleurs virescentes, le phénomène atteignant plus particulièrement les fleurs mâles centrales des dichasiums simples ou composés. Nous avons observé ces morphoses tératologiques chez 2 variétés du *Begonia tuberhybrida* cultivées dans des serres tempérées (25° le jour, 15° la nuit): la variété à grandes fleurs jaunes (jour de 16 heures, 8823,5292 ergs/cm²/s), et la variété *maxima* (éclairage continu).

La virescence se manifeste au niveau des pièces du périanthe qui deviennent plus ou moins foliarisées; les étamines, quand elles existent, ne sont pas

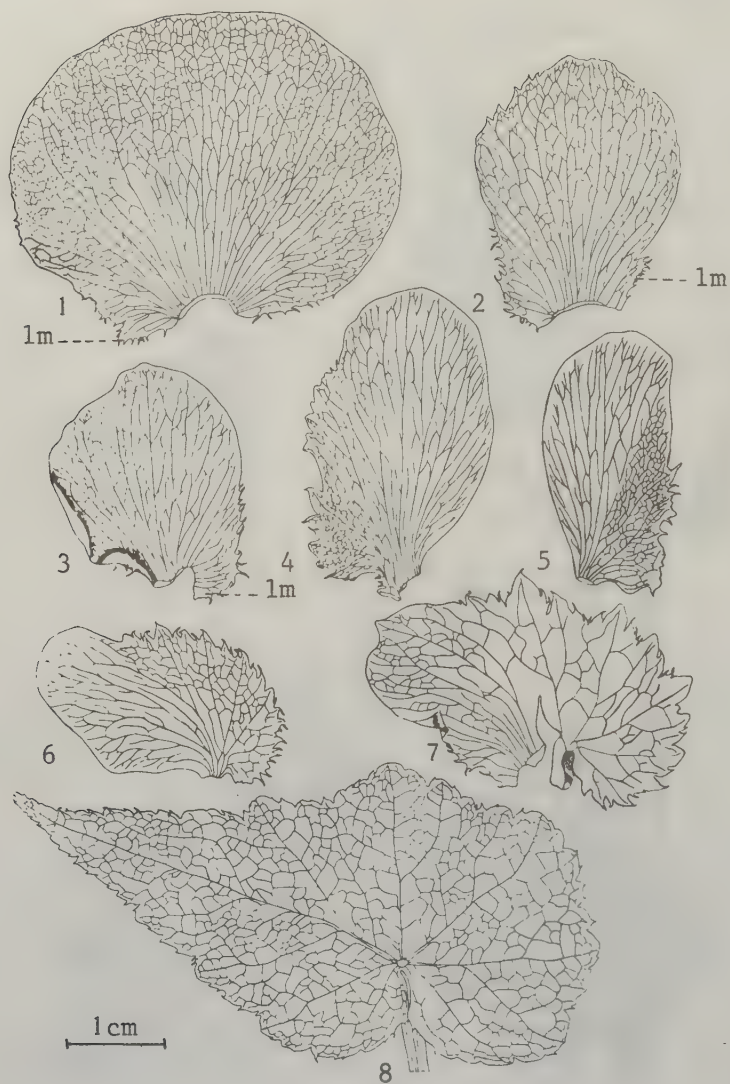


Fig. 88. - Evolution pièce périanthaire-feuille; 1 et 2, sépale et pétale munis de dents foliaires; 3 à 5, pièces périanthaires dont l'une des marges est foliarisée et chlorophyllienne; 6 et 7, pièces dissymétriques mi-pétaloïde, mi-foliacée; 8, limbe d'une feuille normale; 1m, lobe membraneux.

affectées par la virescence; ou bien, elles n'existent plus et à leur place se trouvent des feuilles axillant chacune une inflorescence élémentaire plus ou moins complexe.

Nous décrirons en premier lieu les modifications induites au niveau du périanthe et nous étudierons ensuite la réversion de l'apex floral faisant apparaître au sein de la fleur des caractères inflorescentiels.

A.- FOLIARISATION DES PIÈCES DU PERIANTHE

Il est possible d'établir une série de pièces montrant tous les termes de passage entre la pièce périanthaire typique et la feuille normale (*fig.88*).

Les 2 premières pièces représentent l'une un sépale (*fig.88,1*) et l'autre un pétale (*fig.88,2*); ils sont encore entièrement pétaloïdes mais le sépale, à limbe arrondi, porte à la base des indentations analogues à celles des stipules; de plus, on peut apercevoir déjà un petit lobe membraneux (*lm*) rappelant la texture d'une stipule; sur la marge gauche, quelques dents inégales annoncent celles d'une feuille. Sur le pétale, on distingue nettement des caractères foliaires et les indentations sont plus prononcées vers l'apex. Dans les 2 pièces, la nervation, parallèle à la base, devient dans la région apicale dense et réticulée comme chez la feuille.

La pièce représentée *figure88,3* est un pétale dont les marges sont foliaires (indentation, coloration, texture).

Le caractère foliacé est beaucoup plus marqué dans les 2 pièces suivantes (*fig.88,4* et *5*) qui présentent une portion marginale plus charnue, chlorophyllienne, à indentation plus nette. On remarque la nervation réticulée et plus dense du côté foliarisé.

Les *figures 88,6* et *7* représentent 2 pièces dont le caractère foliacé est encore plus marqué et les indentations tout à fait analogues à celles de la feuille. La nervation, encore parallèle du côté pétaloïde, est palmée du côté chlorophyllien qui présente un court pétiole chez l'une des pièces (*fig.88,7*). Il faut noter ici la légère tendance de ces pièces à déjeter l'apex sur le côté, phénomène qui s'accroît avec la foliarisation et dont le résultat est la formation, chez la dernière pièce, d'un limbe asymétrique se rapprochant de celui de la feuille (*fig.88,8*).

L'examen de la structure histologique de ces organes plus ou moins foliarisés révèle leur caractère bivalent (*fig.89*); l'épiderme adaxial de la portion pétalisée (*fig.89,1*), formé de cellules isodiamétriques, se dédouble pour

constituer, dans la partie foliarisée, un hypoderme comprenant une ou deux assises de grandes cellules arrondies au-dessous desquelles se différencie une

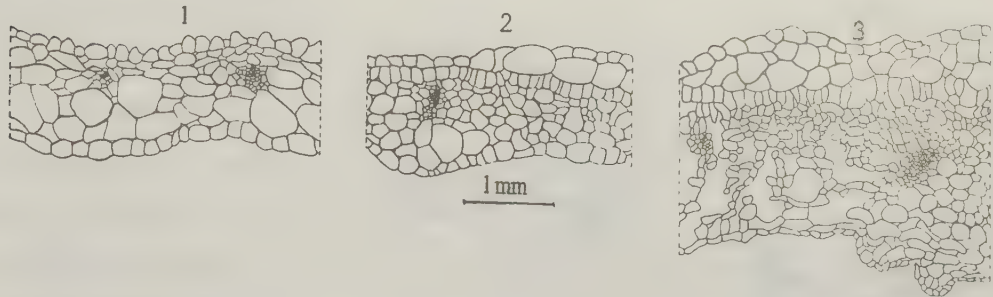


Fig. 89.— Coupe histologique d'une pièce périanthaire virescente; 1, au niveau pétaloïde; 2, au niveau de la zone intermédiaire; 3, au niveau foliacé.

assise de cellules chlorophylliennes en palissade (*fig. 89*, 2 et 3); du côté abaxial, le mésophylle du pétale, homogène et constitué de grandes cellules, fait place progressivement au parenchyme foliaire, lacuneux, très lâche, constitué de petites cellules chlorophylliennes (ce parenchyme n'est plus lacuneux au niveau des nervures "principales"); enfin, l'épiderme abaxial, formé de grandes cellules isodiamétriques dans la zone pétalisée, est constitué de petites cellules aplaties du côté foliarisé.

Nous décrirons maintenant 2 fleurs mâles virescentes par leur périanthe; l'androcée, en voie de pétalisation chez la première, a totalement disparu chez la seconde fleur. La première représente la fleur mâle centrale d'un dichasium

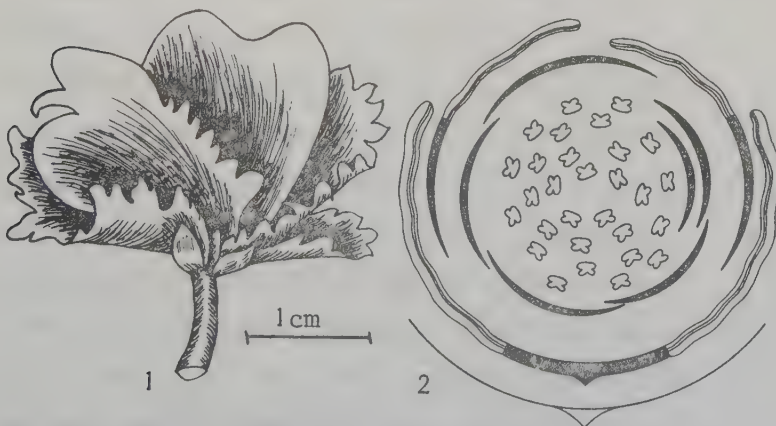


Fig. 90.— Une fleur mâle virescente par son périanthe.

composé (*fig. 90*); le périanthe est constitué de pièces hétérogènes mi-pétaloïdes, mi-foliacées du type de celles que nous venons de décrire. Une pièce externe, très grande, à marges stipuloïdes, entoure presque complètement à la base

2 autres pièces mi-pétales, mi-feuilles; le centre de cette fleur est occupé par un androcée constitué de 6 staminodes stériles et de 29 étamines normalement constituées.

La seconde fleur est stérile (*fig.91*); son péricarpe est constitué de 4 pièces inégales et en partie foliarisées: une pièce externe, semblable à une feuille mais dont la région médiane est encore pétaloïde, une pièce mi-pétaloïde, mi-foliarisée, et 2 pétales normalement constitués mais à marges légèrement ondulées.

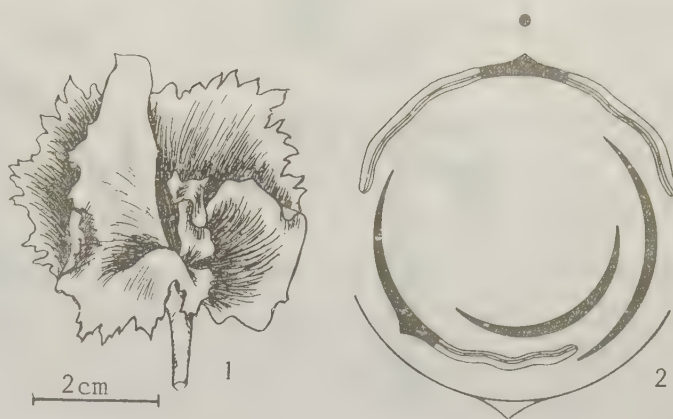


Fig.91.- Une fleur mâle stérile, virescente par son péricarpe.

B.- APPARITION DE CARACTERES INFLORESCENTIELS DANS LA FLEUR

En plus de la foliarisation des pièces péricarpiques, on peut observer corrélativement à la disparition des étamines, la présence de caractères d'inflorescence au sein de la fleur; nous décrirons 2 cas correspondant à ce phénomène et chez lesquels les caractères inflorescentiels sont plus ou moins marqués.

Les éléments du péricarpe de la première fleur (*fig.92,1*) sont plus ou moins foliarisés; l'androcée en voie de pétalisation renferme 32 étamines mêlées à 4 staminodes. A l'aisselle de l'une des pièces virescentes, se trouve une inflorescence biflore (*inf*) constituée d'une fleur mâle centrale (*F1*) et de ses 2 préfeuilles (*b1* et *b'1*) dont l'une (*b1*) axille un dichasium secondaire réduit à une fleur mâle (*F2*) dont l'une de ses 2 préfeuilles axille un apex méristématique (*A*). Les 2 fleurs mâles de cette inflorescence (*inf*)

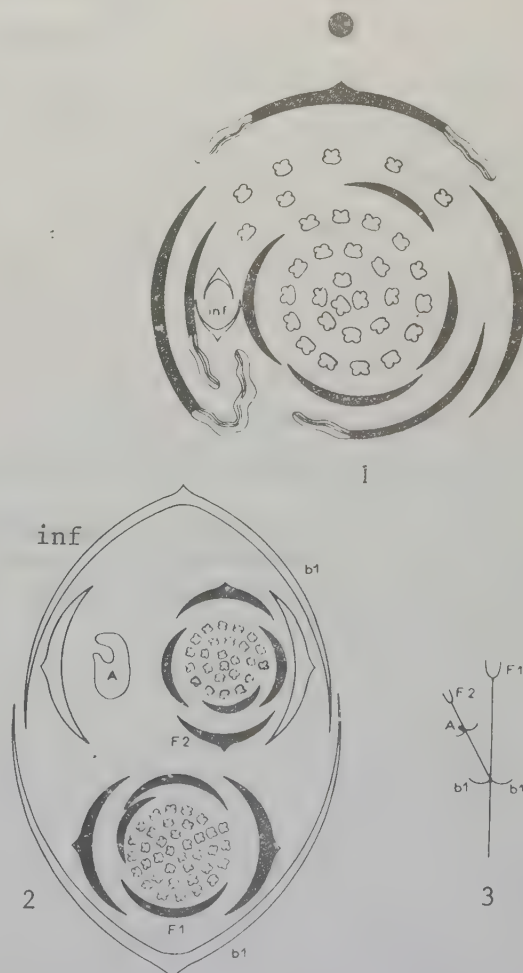


Fig.92.- 1, fleur mâle virescente renfermant une petite inflorescence (*inf*); 2 et 3, diagramme et schéma de l'inflorescence *inf*.

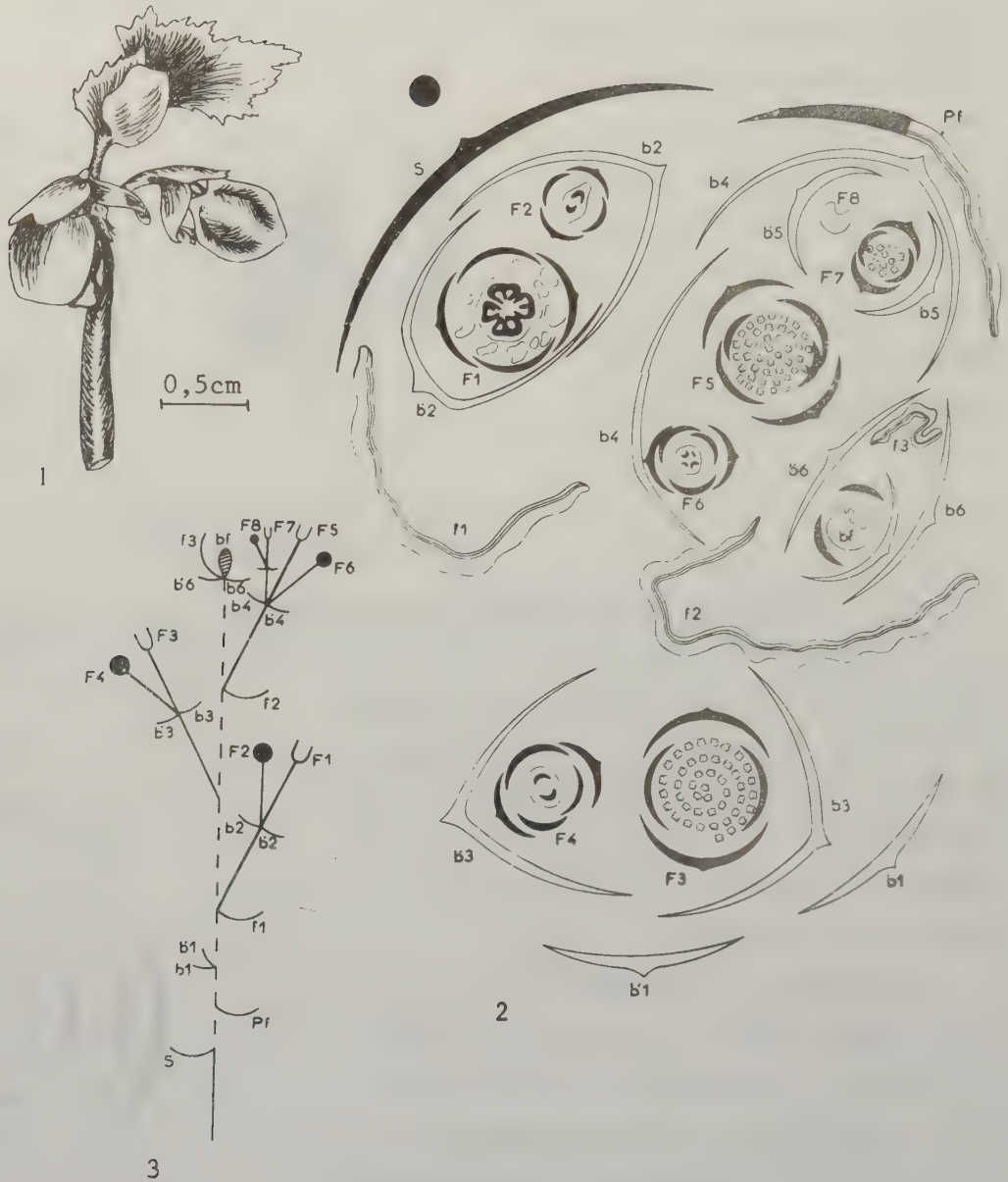


Fig.93.- 1, Inflorescence complexe dans laquelle la fleur mâle terminale est virescente; 2, diagramme de la fleur virescente; 3, schéma de l'axe contracté occupant le centre de la fleur.

dichasiale possèdent chacune un péricarpe normalement constitué de 4 pièces et un androcée comprenant un staminode stérile et respectivement 37 et 25 étamines.

L'organisation de la seconde fleur (*fig. 93*) est entièrement perturbée. On peut cependant y reconnaître le caractère floral grâce à la présence d'un périclypse comprenant un sépale postérieur (s) recouvrant une pièce (Pf) mi-pétaloïde, mi-foliacée et 2 bractées typiques (b1 et b'1) à limbe mince, à marges profondément dentées; au sommet du réceptacle, on distingue un groupe d'inflorescences élémentaires diversement composées, axillées ou non par une feuille et occupant la place des étamines. La feuille (f1) axille une première inflorescence biflore constituée d'une fleur terminale mâle modifiée (F1) et de ses 2 préfeuilles (b2 et b'2) dont l'une axille une fleur latérale femelle (F2); une seconde inflorescence comprend une fleur terminale mâle (F3) et ses 2 préfeuilles (b3 et b'3) dont l'une axille une fleur femelle latérale (F4); une deuxième feuille (f2) axille une troisième inflorescence comprenant une fleur terminale mâle (F5) et ses 2 préfeuilles (b4 et b'4) dont l'une axille une fleur femelle (F6) et l'autre une inflorescence biflore (F7 et F8), l'une des 2 préfeuilles de (F7) est fertile (b'5); enfin, le sommet de cet axe court est occupé par une dernière inflorescence précédée des 2 bractées (b6 et b'6) et dans laquelle on distingue une feuille (f3) et un bouton floral rudimentaire (bf, 2 pièces pétaloïdes différenciées). Dans ces inflorescences élémentaires, les fleurs femelles ont toutes un périclypse tétramère ou pentamère, un gynécée bicarpellé ou tétracarpellé; les fleurs mâles ont un périclypse normal de 4 pièces et de nombreuses étamines insérées en spirale; l'androcée de la fleur (F5) présente 2 staminodes stériles après 4 étamines normales; quant à la fleur terminale (F1) de la première inflorescence, c'est une fleur théoriquement mâle dont le périclypse tétramère enveloppe un gynécée tétracarpellé et des pièces stigmatifères occupant la place des étamines.

CHAPITRE IV

ANOMALIES DE LA FLEUR FEMELLE

Comme la fleur mâle, la fleur femelle est le siège de nombreuses variations, spontanées ou induites expérimentalement. Le périanthe, le plus souvent pentamère, reste invariable mais le gynécée est très polymorphe; les ailes régressent ou s'accroissent considérablement, disparaissent ou se multiplient et sont alors parfois plus nombreuses que les carpelles eux-mêmes; ces derniers sont en nombre variable (1 à 8) mais il n'est pas rare de trouver un grand nombre de styles et de stigmates alors que morphologiquement 3 ou 4 ovaires sont seulement dénombrés. Il est aussi fréquent d'observer un massif d'ovules nus insérés entre les styles et à leur base, au niveau de leur insertion sur les ovaires, ou encore latéralement sur la paroi ovarienne. Une autre modification importante concerne la position des ovaires qui peuvent devenir supères ou semi-infères, ce dernier cas rappelant les ovaires semi-infères d'une autre *Bégoniacée*, l'*Hillebrandia sandwicensis* Oliv..

La morphologie externe des gynécées anormaux, à elle seule, ne peut pas nous éclairer sur leur constitution et ne nous permet pas non plus d'expliquer l'origine de certaines modifications telles que la variabilité de la position des ovaires ou l'apparition de pièces surnuméraires (stériles et reproductrices) entre les styles dont le résultat est la réalisation de fleurs prolifères selon la terminologie de LINNE (208); c'est la raison pour laquelle nous avons exécuté des coupes histologiques sérieées de tous les types d'ovaires étudiés, infères, semi-infères et supères. Nous terminerons ce chapitre par une étude des fleurs prolifères femelles.

I.- OVAIRES INFÈRES

A.- CAS DE GYMNOSPERMIE

Au sommet des ovaires, se trouve parfois une masse d'ovules nus circonscrite par les styles (fig. 94). En examinant un tel cas, on remarque que, vers la partie supérieure des ovaires (fig. 95 et 96), l'une des loges devient plus



Fig. 94.- Gynécée présentant le phénomène de gymnospermie.

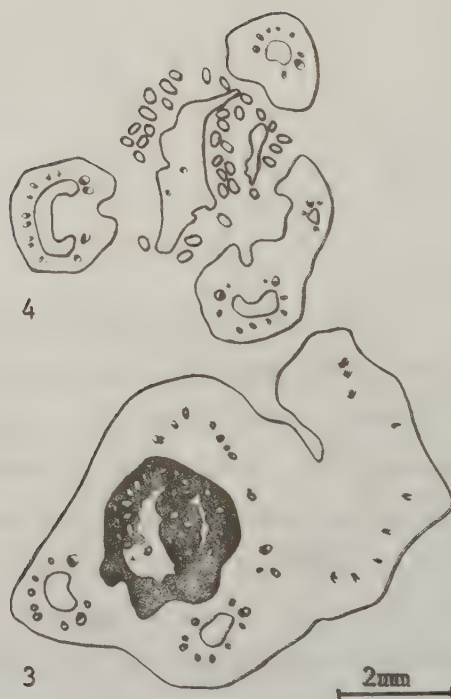
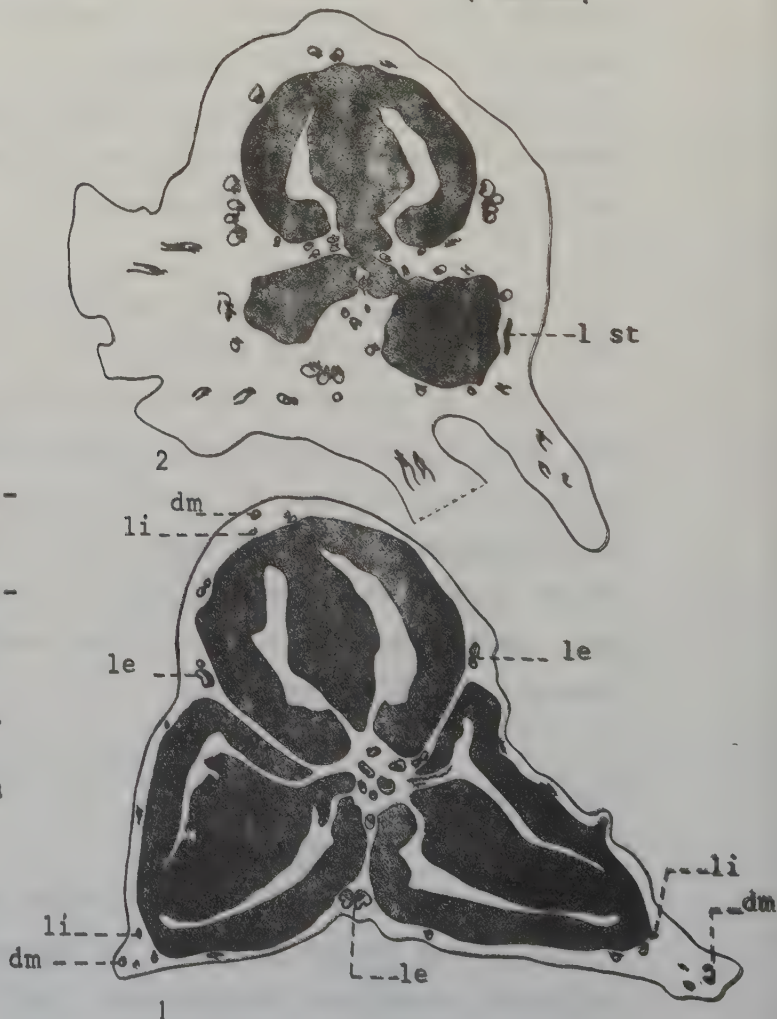


Fig. 95.- Coupes transversales sériees d'un gynécée présentant le phénomène de gymnospermie; 1, au niveau des ovaires; 2, au niveau de l'individualisation des pièces périnthaires; 3, au sommet des ovaires; le style du carpelle réduit est visible par la présence de 3 petits faisceaux situés à droite de la loge restée volumineuse; 4, au niveau de l'individualisation des styles; dm, faisceau dorsal médian; li, faisceau latéral interne; le, faisceau latéral externe; 1 st, loge stérile.



importante que les 2 autres dans lesquelles les placentas sont déjà en voie de régression. Au point où le périanthe s'individualise (*fig.95,2*), l'ovaire est



Fig.96. - Coupe longitudinale d'un gynécée atteint de gymnospermie.

alors uniloculaire comme chez la plante normale, mais dans la plus grande loge, les 2 marges placentaires, désunies, occupent une place très importante; cette loge, avec de nombreux ovules, persiste toujours alors que les faisceaux libéro-ligneux s'organisent déjà (*fig.95,3*) pour pénétrer dans les styles suivant le processus décrit précédemment (*fig.31*, p. 42 à 44). Au point où les styles s'isolent, le placenta de la loge persistante s'élève au centre de la fleur en même temps que les styles (*fig.95,4*). Une coupe longitudinale dans un tel gynécée met en évidence ce cas de gymnospermie partielle (*fig.96*). Nous insisterons sur les caractères suivants. Bien que 2 ailes soient réduites et la troisième inexistante, on retrouve cependant les cordons vasculaires (dm) et les 2 faisceaux symétriques (li). Les faisceaux latéraux externes (le), tous dédoublés, mon-

trent sans ambiguïté leur caractère dimère (*fig.95,1*). Enfin, au niveau de l'individualisation des pièces du périanthe, en face d'une des loges, une petite cavité (1 st) allongée (*fig.95,2*) apparaît dans la paroi ovarienne et se prolonge sur une très courte distance (140 microns); à ce niveau, quelques ramifications des faisceaux dm, li, le s'organisent en un arc vasculaire destiné à l'irrigation d'un quatrième style de petite taille adné aux 3 styles normaux. En réalité, on se trouve ici en présence d'un gynécée constitué de 4 carpelles : 3 carpelles normaux, un carpelle réduit (une minuscule loge stérile et un style et un stigmate peu développés).

Un autre gynécée, comparable au précédent (*fig.97*), montre une masse d'ovules nus beaucoup plus importante. En effet, au niveau de l'insertion du périanthe, au point où les styles tendent à s'individualiser, on observe une prolifération considérable des 3 masses placentaires fusionnées au sommet et mises à nu par rupture des *septa*. Là encore, la masse ovulaire est disposée entre

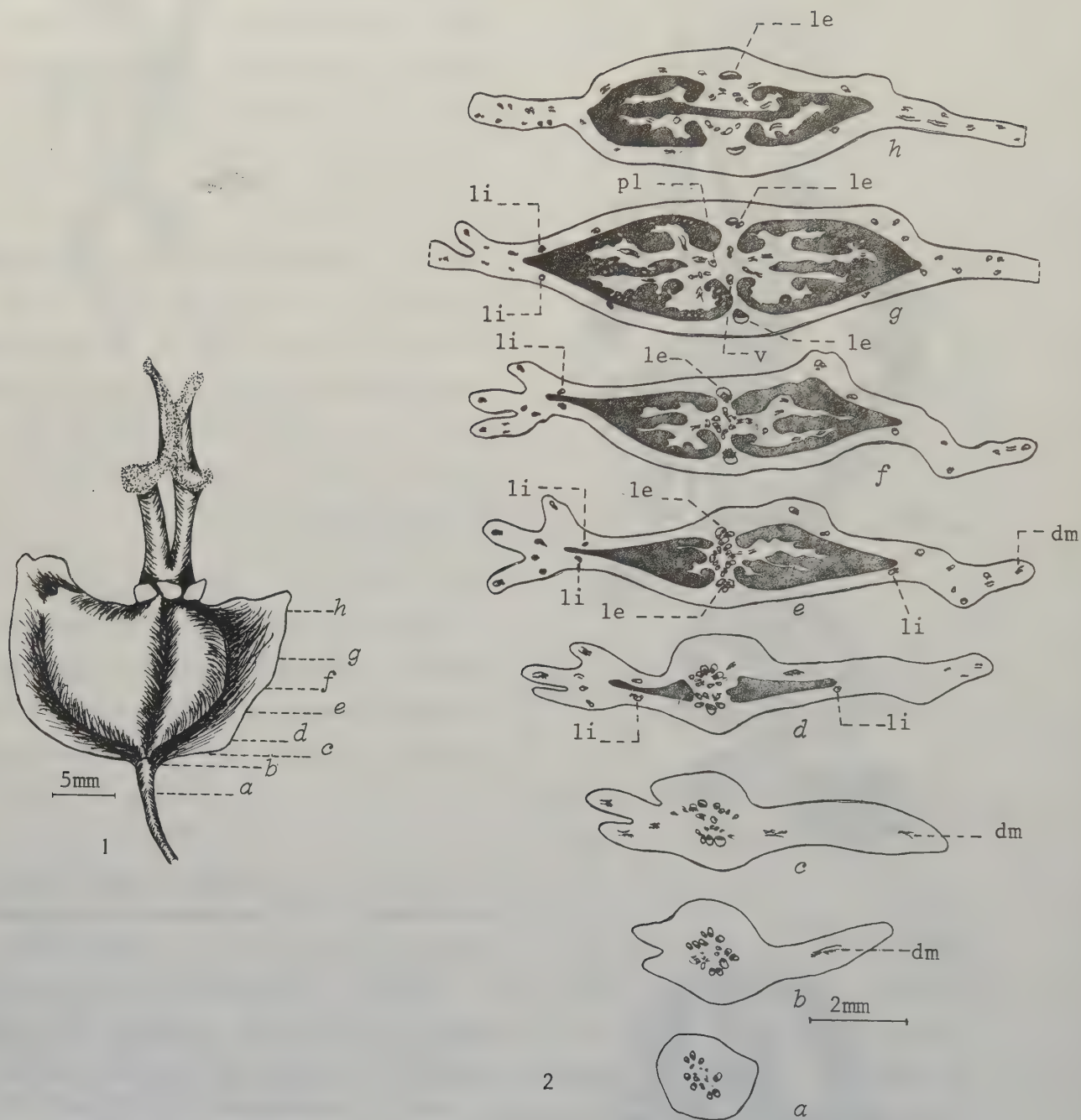


Fig. 98.- 1, gynécée bicarpellé; 2, coupes transversales sériées; a, pédoncule floral; b à d, mise en place des faisceaux dm et li; e à g, mise en place des faisceaux le, v et pl; h, au sommet des ovaires.

les 3 styles normalement constitués.

Un autre type de variation rencontré très fréquemment chez les fleurs femelles correspond au nombre des carpelles qui varie de 2 à 4 pour un même gynécée; les ailes ovariennes subissent également de nombreuses modifications que nous décrirons en même temps.

B.- GYNECEES BICARPELLES

Certains gynécées sont constitués de 2 carpelles seulement, les ovaires, extrêmement aplatis, sont surmontés de 2 styles terminés par 2 stigmates bifides (*fig. 98, 1*); leur coupe transversale met en évidence 2 loges renfermant un très grand nombre d'ovules insérés normalement sur les placentas bifides; chacune de ces loges se prolonge dorsalement par une aile plus ou moins longue et parfois bi- ou trifurquée (*fig. 98, 2g*). La structure histologique est tout à fait comparable à celle des gynécées normaux, on y retrouve les différents faisceaux libéro-ligneux parcourant l'aile, la paroi ovarienne et la région centrale. Le pédoncule floral (*fig. 98, 2a*) est parcouru par une dizaine de faisceaux libéro-ligneux disposés irrégulièrement. Quand les faisceaux dorsaux médians (dm) et latéraux internes (li) quittent la stèle, ils laissent une brèche importante séparant les faisceaux en 2 groupes bien distincts (*fig. 98, 2b et 2c*) Au niveau où les loges commencent à apparaître, les 2 brèches disparaissent progressivement et les cordons vasculaires, d'abord disposés sur une ellipse très allongée, se répartissent en 3 groupes (*fig. 98, 2d et 2e*): un groupe médian constitué de nombreux petits faisceaux et 2 groupes latéraux de 4 faisceaux chacun qui fusionnent très vite et s'isolent de la stèle pour irriguer la paroi ovarienne: ce sont les faisceaux latéraux externes (le) situés le long de la ligne de suture

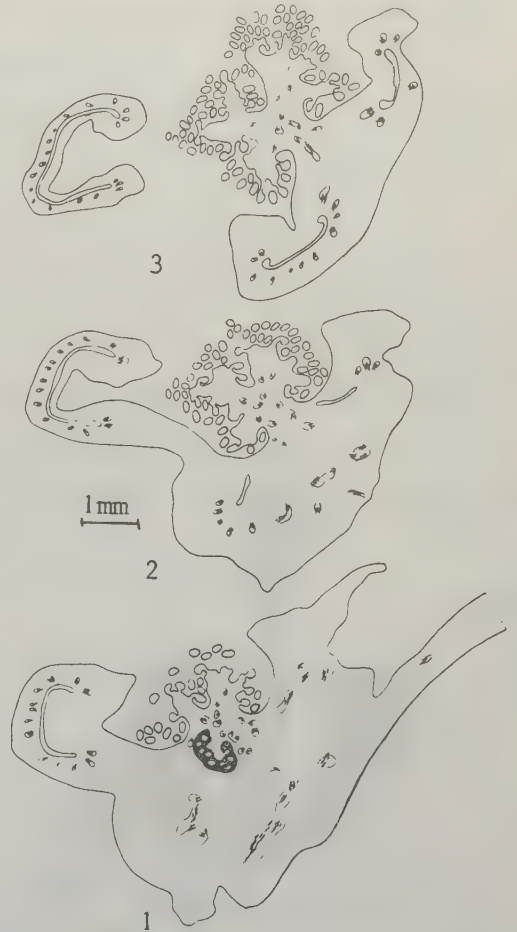


Fig. 97. - Coupes transversales sériées d'un gynécée atteint de gymnospermie; 1, 2 loges ont fusionné; 2, les 3 masses placentaires se sont fusionnées en proliférant; 3, les 3 styles bien individualisés circonscrivent la masse des ovules.

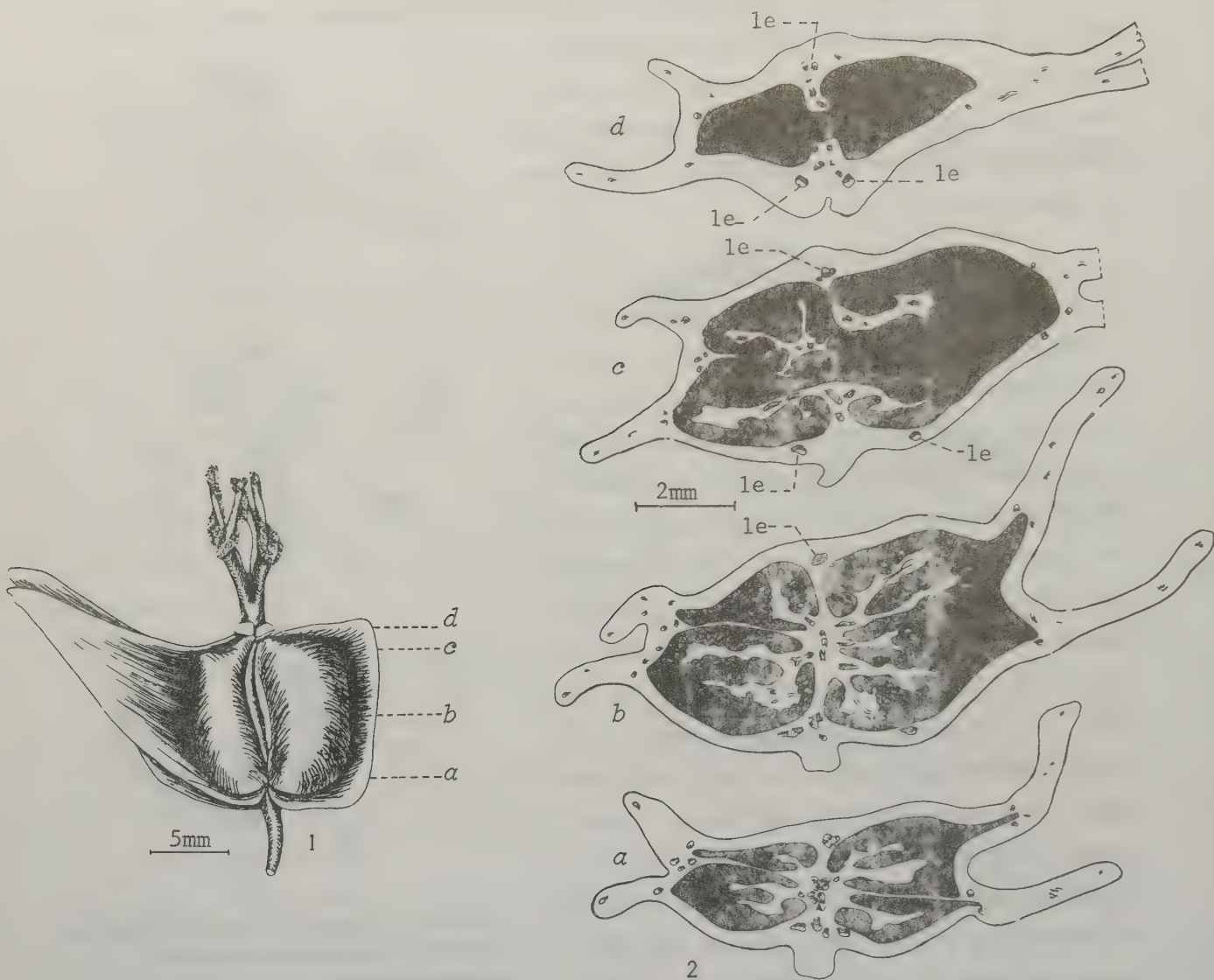


Fig.100.- 1, gynécée bicarpellé; 2, coupes transversales au niveau des ovaires; les faisceaux le de chaque carpelle sont désunis.

des 2 carpelles (faisceaux doubles). Les faisceaux médians se répartissent en 2 groupes: les uns irriguent les *septa* (v), les autres sont les faisceaux placentaires (pl) qui se ramifient (*fig. 98, 2f* et *2g*). Au sommet des ovaires, les 2 loges communiquent d'abord (*fig. 98, 2h*) puis disparaissent et tous les faisceaux (v, pl, le, li, dm) se rapprochent les uns des autres, se ramifient (sauf le faisceau pl) et s'engagent dans la région centrale supérovarienne où sont insérées les pièces périnthaires exactement de la même manière que dans un gynécée tricarPELLÉ normal.

Nous décrirons à part les 2 cas suivants car ce sont des gynécées d'apparence bicarPELLÉS (présence de 2 stigmates typiques) mais les ailes sont plus nombreuses (5 dans les 2 cas) et les marges placentaires, extrêmement complexes permettant de supposer l'existence de carpelles plus nombreux.

Le premier (*fig. 99*) possède 4 ailes bien développées et une cinquième très

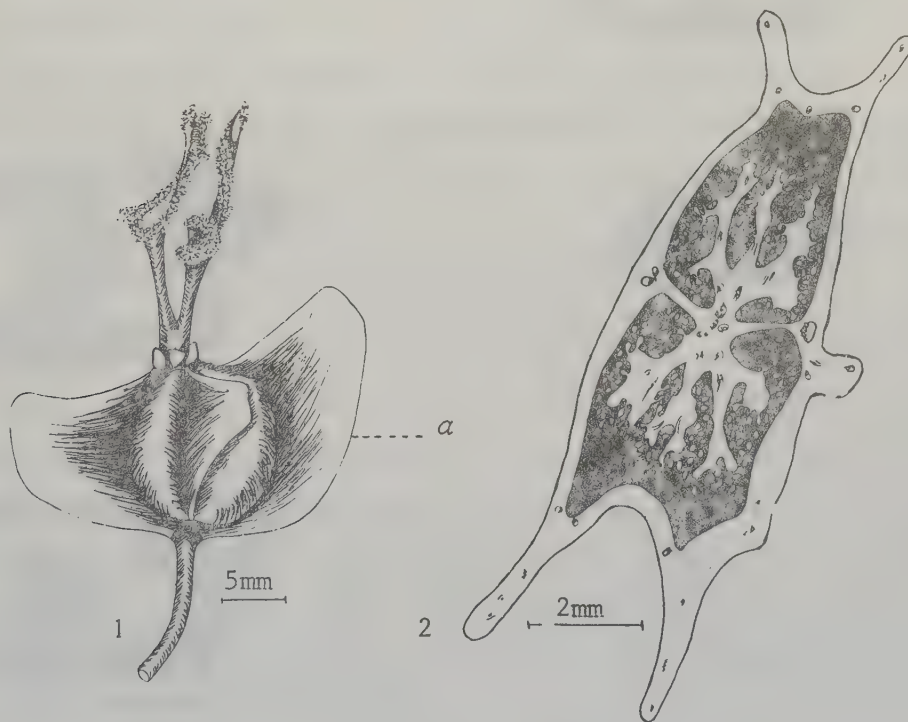


Fig. 99.— 1, gynécée bicarPELLÉ; 2, coupe transversale au niveau des ovaires (suivant *a*) mettant en évidence la présence de 2 loges volumineuses et de 5 ailes.

rudimentaire due à la prolifération des tissus le long de la ligne de suture.

Le second cas (*fig. 100, 1*) semble analogue mais l'examen des coupes histologiques met en évidence la présence de 4 loges ovariennes prolongées chacune

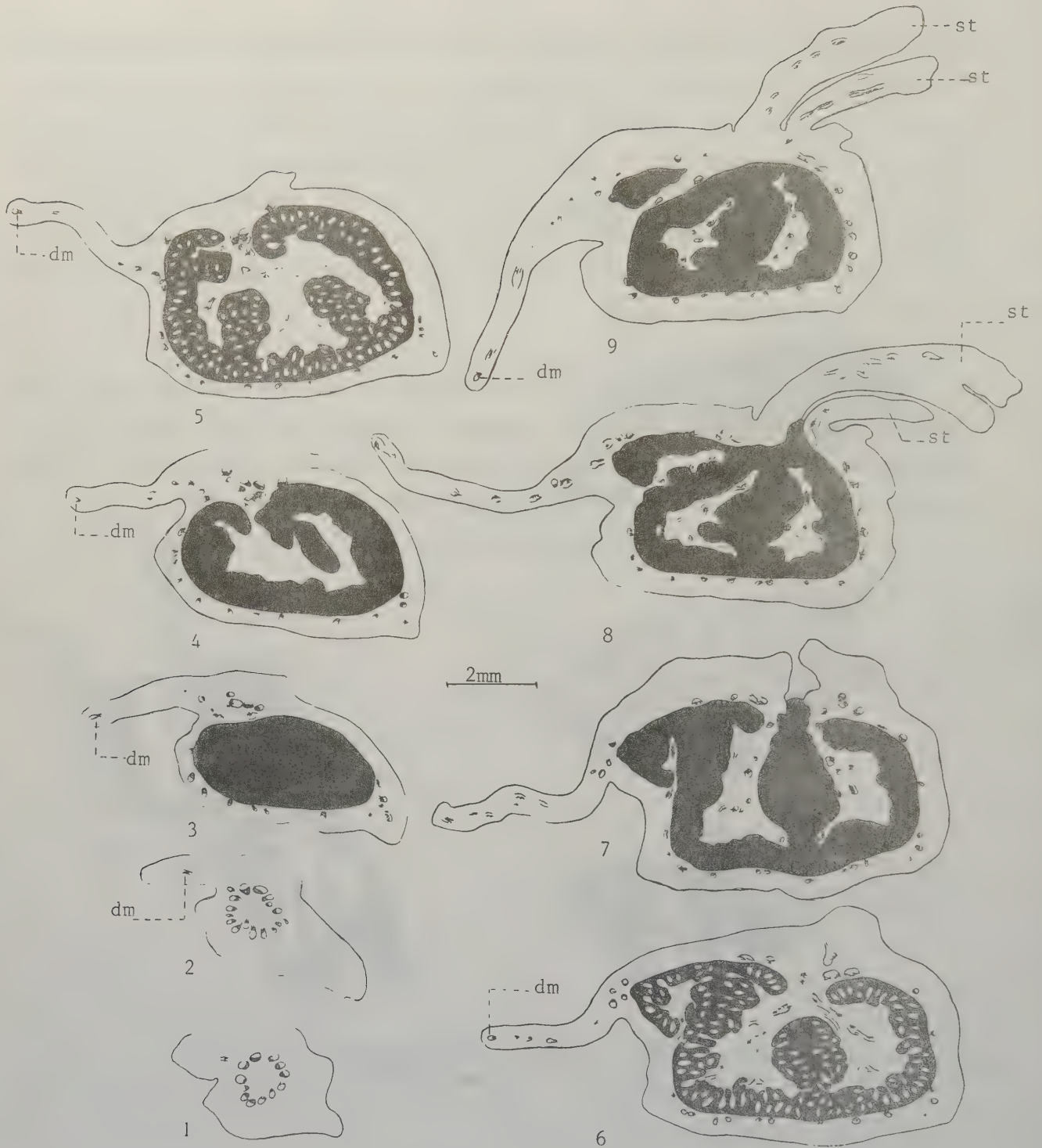


Fig. 101. - Coupes transversales s rie es d'une fleur femelle r duite, ap rianth e et munie d'une seule aile en position lat rale; 1, p doncule floral; 2 et 3, mise en place des faisceaux lib roligneux dans la paroi ovarienne; 4   6, un groupe de cordons vasculaires, au niveau d'un  paississement de la paroi, se s pare en 2 pour assurer l'irrigation du placenta (5) et celle d'un repli de la paroi qui constitue un second placenta (6); 7, ouverture de la loge; 8, les 2 styles stigmatif res sont tr s rudimentaires; 9, une cloison d limite 2 loges tr s in gales; st, style stigmatif re.

dorsalement par une aile et dont les placentas sont normalement bifides (*fig. 100,2*). En outre, la "cinquième aile" qui se dédouble vers le sommet (*fig. 100, 2c* et *2d*) est irriguée par les 2 faisceaux latéraux externes (le) désunis à ce niveau; il ne s'agit donc pas ici d'une aile comparable aux autres, c'est une prolifération le long de la ligne de suture de 2 carpelles adjacents.

Une seule fois, au cours de nos observations, nous avons trouvé une fleur femelle extrêmement réduite, apérianthée, à gynécée légèrement recourbé; la région ovarienne, munie d'une seule aile en position latérale, est surmontée de 2 styles rudimentaires terminés par 2 stigmates. Là encore, le pédoncule renferme une dizaine de faisceaux libéroligneux disposés sur un cercle (*fig. 101, 1*). Le faisceau dorsal médian (dm), le premier, quitte la stèle pour gagner l'extrémité de l'aile (*fig. 101,2*); puis, le cercle des faisceaux dont certains se sont ramifiés s'étire progressivement entourant la loge qui apparaît (*fig. 101,3*). A la base de l'aile, la paroi ovarienne épaisse renferme un groupe de cordons vasculaires qui, très vite, se séparent les uns des autres (*fig. 101,4*); les uns s'engagent dans le placenta pour assurer son irrigation; les autres migrent vers un petit repli de la paroi ovarienne localisé à la base de l'aile (*fig. 101,5*); ce repli s'accroît et constitue un deuxième placenta ovulifère irrigué par 2 de ces faisceaux tandis que les 2 autres se disposent symétriquement à la base de l'aile (*fig. 101,6*). Ce gynécée est donc, en réalité, bicarpellé mais uniloculaire; les 2 carpelles sont très inégaux et leurs marges très irrégulièrement épaissies en placenta. Au sommet de la région ovarienne, la loge s'ouvre au niveau de la suture des 2 ovaires (*fig. 101,7* et *8*) qui sont alors surmontés de 2 branches terminées à leur apex par des papilles stigmatiques (2 demi-stigmates rudimentaires, st). En outre, le caractère bicarpellé de ce gynécée est encore mis en évidence par l'existence dans la région apicale d'une cloison délimitant 2 loges inégales: une loge réduite prolongée dorsalement par l'unique aile normalement irriguée et une loge plus grande dont la paroi est dépourvue d'aile (*fig. 101,9*).

C.- GYNECEE TETRACARPELLE

Un gynécée est anormalement constitué de 4 carpelles nettement visibles au niveau des ovaires (*fig. 102*) et dont les ailes sont de taille très inégale. la région apicale est occupée par 4 stigmates normaux. La course des faisceaux est en tout point comparable à celle qui caractérise le gynécée tricarpellé normal: dans chaque aile, on retrouve les faisceaux dorsal médian (dm) et latéraux internes (li) avec leurs anastomoses; le long de la ligne de suture,

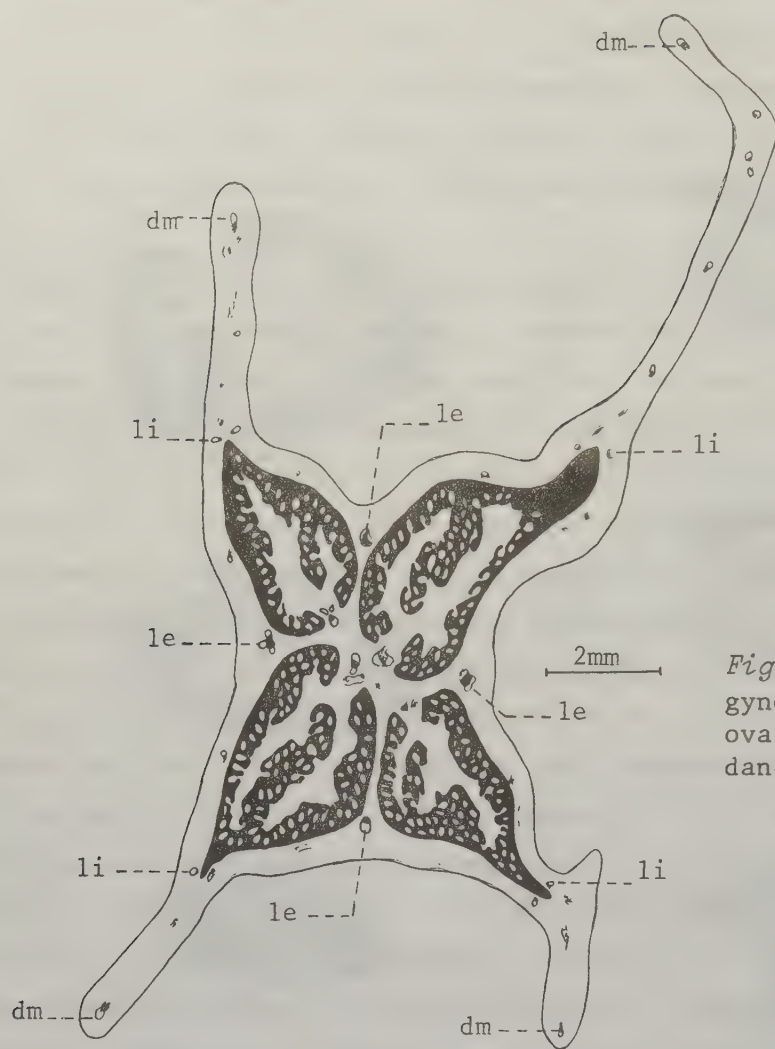
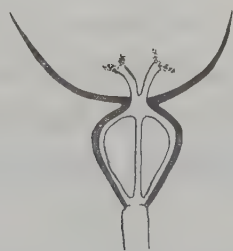
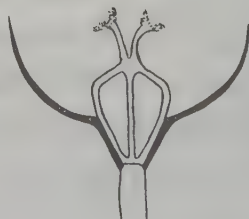


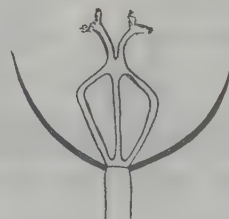
Fig. 102.- Coupe transversale d'un gynécée tétracarpellé au niveau des ovaires. Les faisceaux le ont tendance à se désunir.



Type *Begonia*



Type *Hillebrandia* et *Begonia* tératologique



Type *Begonia* tératologique

Fig. 103.- Diagramme représentant de façon schématique les relations qui peuvent exister entre les pièces périnthaires et les ovaires chez les gynécées tératologiques du *Begonia tuberhybrida*. Diagramme inspiré des schémas de EGLER (1951, 120).

les faisceaux latéraux externes (le) révèlent parfois leur caractère double et dans la région centrale, on remarque la présence de faisceaux ventraux et placentaires.

L'observation histologique des gynécées précédents met en évidence de façon nette l'adnation de la région basale des pièces périanthaires à la paroi ovarienne (tube gynopérianthe). En effet, les faisceaux conducteurs appartenant à cette paroi et ceux du périanthe forment un tronc commun jusqu'au niveau d'insertion des pièces périanthaires où s'individualisent les différents éléments destinés à leur irrigation ainsi qu'à celle des styles. *C'est précisément le niveau où se produit cette divergence qui détermine la présence d'un ovaire infère (type du genre Begonia), semi-infère ou supère (fig.103).*

II.- OVAIRES SEMI-INFÈRES

Les ovaires semi-infères sont relativement nombreux. Les pièces du périanthe se séparent de la région ovarienne à des hauteurs variables. Les ailes sont le plus souvent absentes; quand elles existent, elles intéressent le plus souvent la région du gynopérianthe encore existante, la paroi ovarienne en étant presque toujours dépourvue.

Dans le cas des ovaires semi-infères, les gynécées sont pour la plupart pléiomères mais les loges ovariennes ne sont pas toutes fertiles. Nous décrirons quelques uns de ces gynécées choisis parmi les plus caractéristiques.

A.- GYNECEE TETRACARPELLE

La fleur femelle à périanthe tétramère, représentée *figure 104,1*, possède un gynécées à ovaires peu renflés, surmontés de 4 styles à branches stigmatiques très contournées. Le pédoncule, de section elliptique, renferme un très grand nombre de faisceaux libéro-ligneux qui se ramifient comme dans les cas précédents (*fig.104,2a*). L'observation des coupes sériées permet de voir apparaître successivement 3 loges (une seule loge normale fertile): les carpelles sont donc bien insérés sur une spirale (*fig.104,2b*). Le quatrième carpelle (c4) est réduit à un style surmonté de ses 2 branches stigmatiques; il n'est mis en évidence sur les coupes histologiques que par la présence de son système conducteur homologue de celui d'un carpelle typique (*fig.104,2c*).

B.- GYNECEE PENTACARPELLE

Les 2 exemples suivants correspondent à 2 gynécées pentamères dont les régions ovariennes ont subi certaines compressions ou fusions ou avortements,

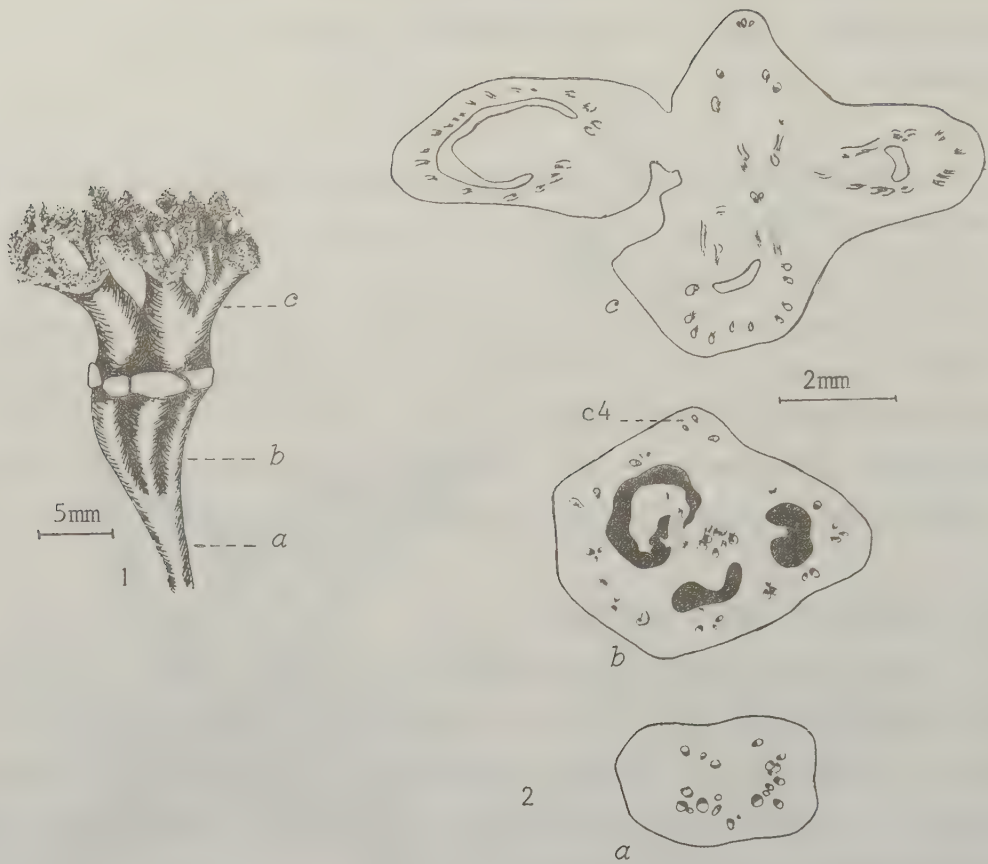


Fig.104.- 1, gynécée tétracarpellé à ovaires semi-infères; 2, coupes transversales sériées; *a*, pédoncule floral; *b*, région ovarienne; le quatrième carpelle (*c4*) n'est visible que par la présence de 3 petits faisceaux situés dans la partie supérieure de la coupe; *c*, individualisation des 4 styles.

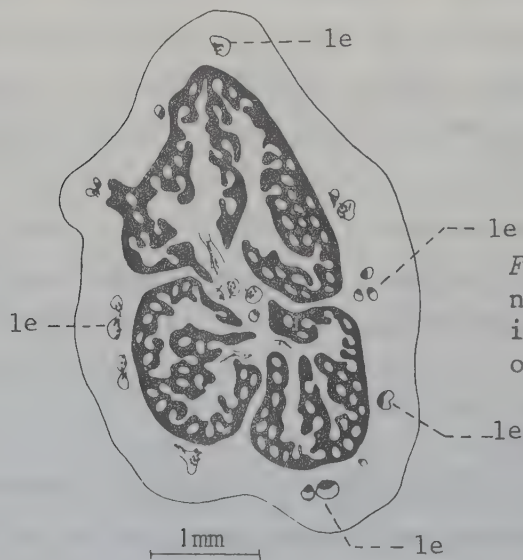
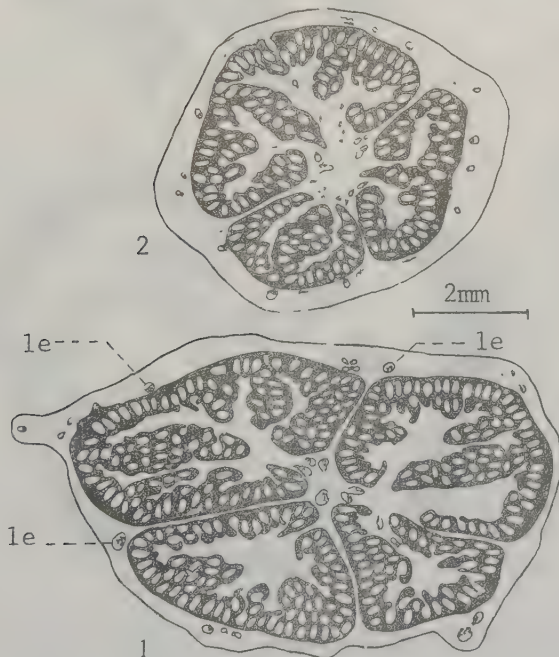


Fig.105.- Coupe transversale d'un gynécée pentacarpellé à ovaires semi-infères dans la région supérovarienne; on retrouve les 5 faisceaux 1e.

les styles et les stigmates étant seuls demeurés intacts.

La région ovarienne du premier gynécée (*fig.105*) est surmontée de 5 styles stigmatifères mais des coupes effectuées sur toute la hauteur mettent en évidence la présence de trois loges fertiles dont les placentas sont plus ou moins aberrants. Il s'agit en réalité de 5 carpelles. En effet, au point où s'individualisent les pièces périnthaires, on remarque la migration de 5 faisceaux libéro-ligneux (*le*) vers la périphérie; ils sont destinés à l'irrigation de la paroi ovarienne au niveau des 5 *septa*; cependant 2 d'entre eux se trouvent sur la face dorsale de 2 loges dont les placentas, volumineux et quadrilobés, montrent qu'il s'agit en réalité de loges connées deux à deux.

Chez le second gynécée, le caractère pentacarpellé est beaucoup plus apparent. 4 cloisons partagent la région inféroovariée (*fig.106,1*); 3 d'entre elles



subsistent dans la région supérovariée (*fig.106,2*); mais comme dans le cas précédent, c'est la présence d'un faisceau *le* qui permet d'affirmer qu'il devrait exister là une ligne de suture de 2 ovaires adjacents et par conséquent un *septum*: là encore, il y a eu télescopage entre 2 loges décelables cependant grâce à la morphologie complexe du placenta. La région inférovariée est ailée à section normalement subtriangulaire; la région supérovariée présente une section subcirculaire.

Fig.106.— Coupes transversales d'un gynécée pentacarpellé à ovaires semi-infères; 1, région inférovariée divisée par 4 cloisons; 2, région supérovariée divisée par 3 cloisons seulement. La présence des placentas très lobés montrent que le nombre des ovaires réels est supérieur à celui des loges apparentes.

Enfin, dans le troisième gynécée parfaitement pentamère (*fig.107, 1 et 2a*), on remarque une prolifération des marges placentaires dont le résultat est un autre cas de gymnospermie comparable à ceux que nous avons décrits précédemment

(p. 98 à 101); toutes les loges s'ouvrent (*fig.107,2b*). Signalons dans ce gynécée un caractère particulier: les 5 styles, bien individualisés, sont

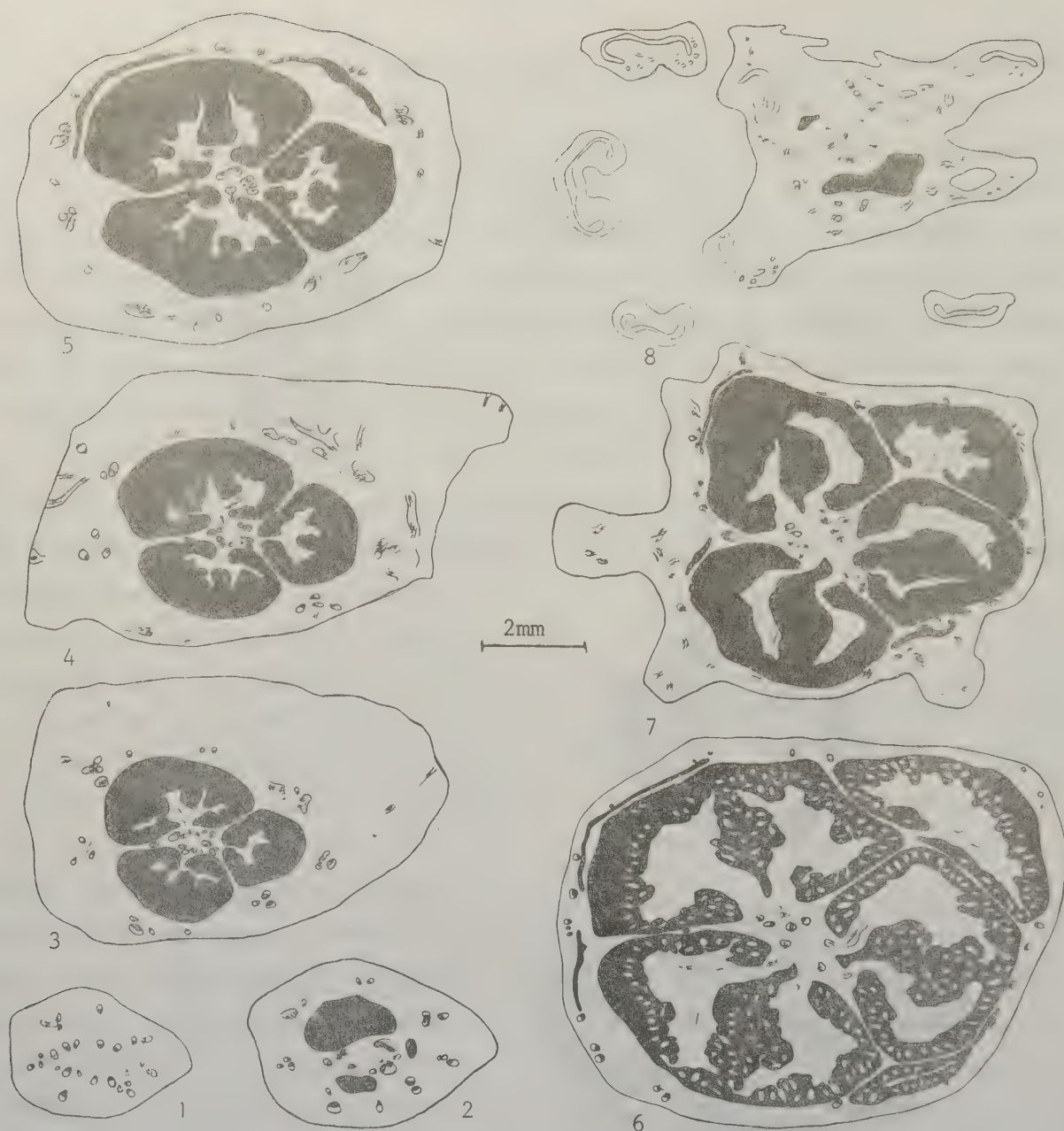


Fig.108.- Coupes transversales s rie es d'un gyn c e   8 carpelles   ovaires semi-inf res; 1, p doncule floral; 2   5, r gion inf rovari e; 6 et 7, r gion sup rovari e; 8, individualisation des styles et stigmates.

entièrement pétalisés, 3 d'entre eux présentent cependant encore, dans la région apicale, des aires stigmatiques extrêmement réduites; ajoutons que leur vascularisation est comparable à celle des styles normaux mais le canal sty-laire est absent.

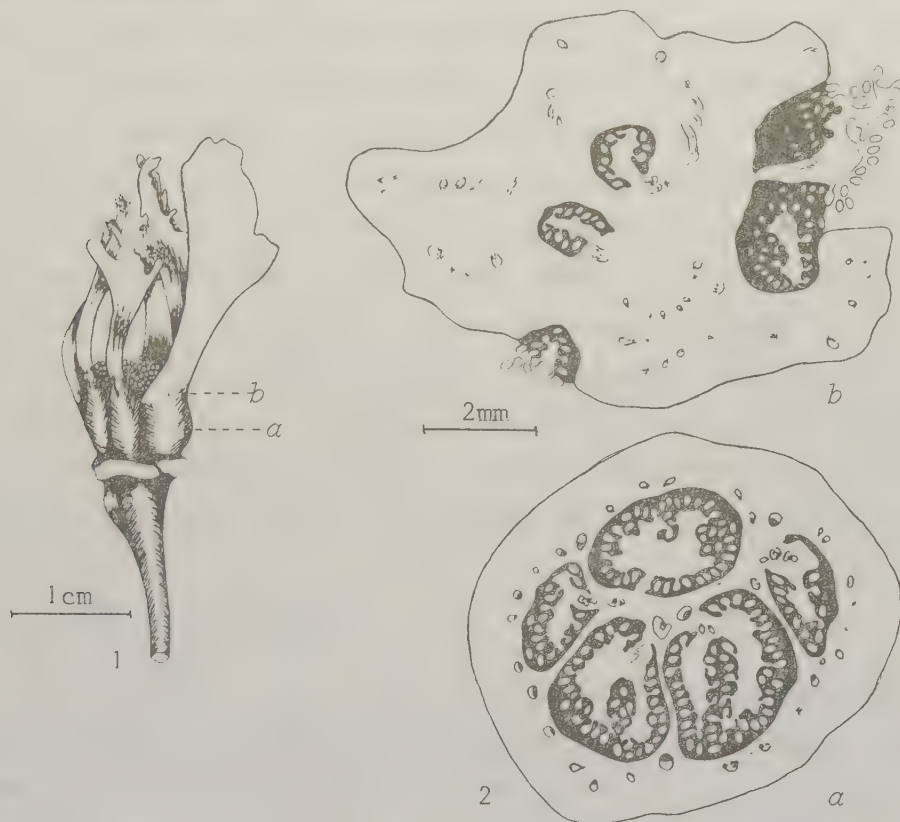


Fig.107.- 1, gynécée pentacarpellé à ovaires semi-infères; les styles pétalisés entourent une masse d'ovules nus; 2, coupes transversales du gynécée au niveau de la région supérovariée (a) et au sommet des ovaires (b).

C.- GYNECEE A HUIT CARPELLES

Le gynécée est très particulier; le tube gynopérianthe est plus réduit que dans les types précédemment décrits: il existe 8 stigmates normalement constitués. Les coupes histologiques sériées révèlent à la base la présence de 3 loges fertiles apparaissant successivement (*fig.108*, 1 à 4). Au-dessus du gynopérianthe, viennent s'ajouter 4 loges dont 2 sont fertiles et un style appartenant à un carpelle extrêmement réduit (*fig.108*, 5 à 8).

L'observation de ce gynécée peut nous conduire à formuler 2 hypothèses; selon la première, les 5 carpelles surnuméraires ne pourraient-ils être assimilés à des pétales stigmatifères (et ovulifères pour 2 d'entre eux) adnés par leur face ventrale à la portion supérieure du gynécée tricarpellé; rien ne nous

empêche de supposer que les éléments du périanthe ont d'abord subi un dédoublement tangentiel, et que chaque pièce interne, ayant acquis des caractères sexuels (voir p. 69, *fig. 65*, 6, 10, 11, 14 et 15), est devenue carpelloïde; elle constitue cependant un homologue de la pièce périanthaire dont elle dérive en doublant à son tour extérieurement la paroi ovarienne du gynécée originel qui ne se termine que bien plus haut alors que les régions stigmatifères des carpelles surnuméraires sont déjà constituées.

En considérant les morphoses comparables obtenues par M. ASTIÉ (15) chez le *Cleome spinosa* L. au niveau des gynécées virescents, nous pouvons peut être formuler une seconde hypothèse. En effet, nous avons décrit divers cas de métamérisation de la feuille. Ne pouvons nous admettre qu'il s'agit ici de feuilles carpellaires métamérisées? Il existerait, dans le cas qui nous occupe, à la base, 3 feuilles ovariennes (constituant une région ovarienne triloculaire) et au sommet 4 "méricarpelles" provenant de lobes foliaires (loges fertiles ou stériles), le cinquième se réduisant au style et au stigmate.

III.- OVAIRES SUPÈRES

Le troisième type d'ovaire que nous avons rencontré est un véritable ovaire supère très rarement ailé; les styles et les stigmates sont de morphologie normale mais leur nombre, toujours supérieur à 3, peut être relativement élevé. En outre, on remarque souvent la présence de masses d'ovules nus entre les styles ou faisant saillie latéralement à l'extérieur de la paroi ovarienne; ce type d'ovaire se rencontre toutefois beaucoup plus rarement que le type précédent. Nous en décrirons 2 exemples.

A.- GYNECEE TETRACARPELLE

La fleur représentée *figure 109* révèle une lutte d'influences végétative et sexualisante. En effet, le périanthe, composé de 7 pièces pétaloïdes, entoure un gynécée tétramère à ovaires supères; mais parmi les pièces périanthaires, se trouvent 3 pièces présentant des caractères sexuels femelles. Les coupes sérieées de l'une d'elles (*fig. 71*, p. 74) montrent

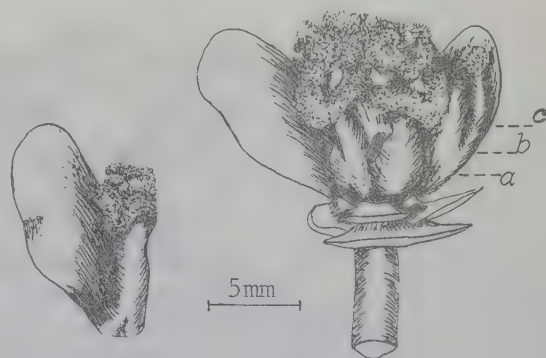


Fig. 109. - Fleur femelle à gynécée tétracarpellé à ovaires supères; à gauche est représentée une des pièces périanthaires portant des caractères sexuels femelles.

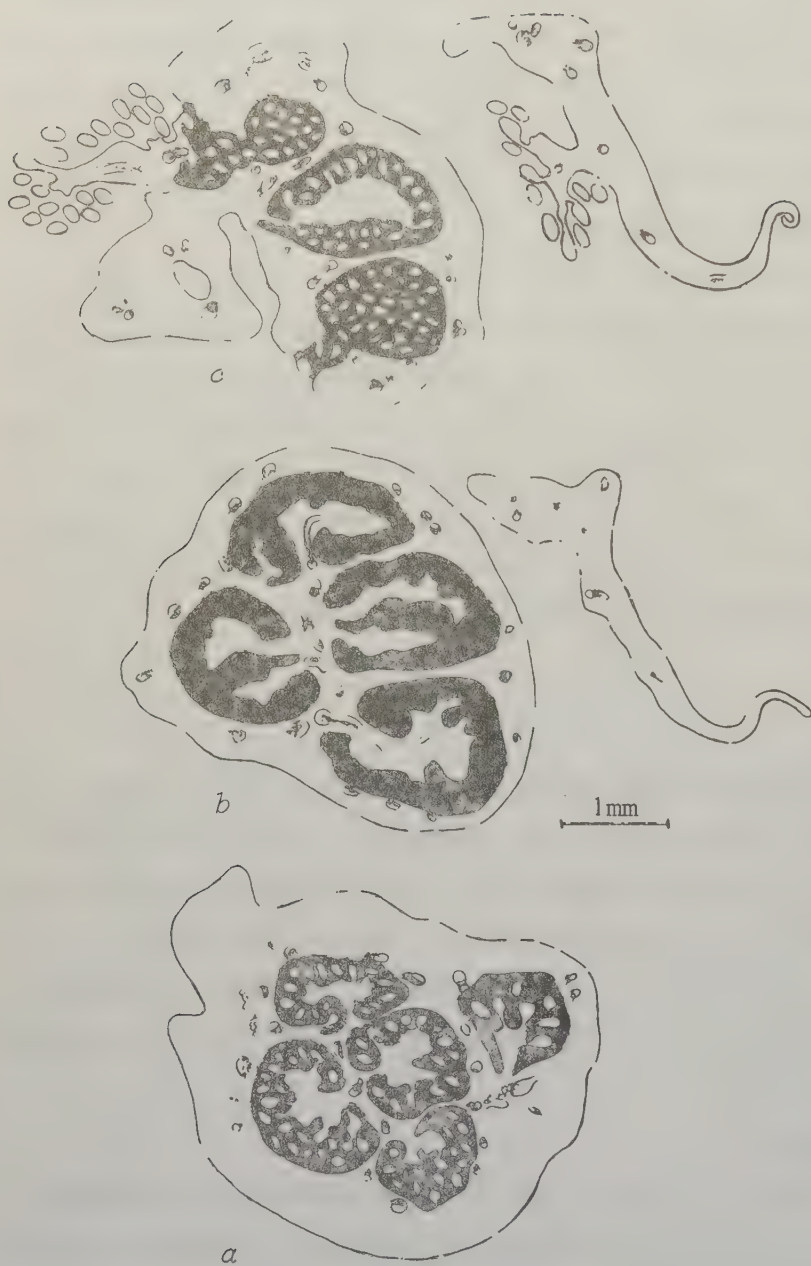
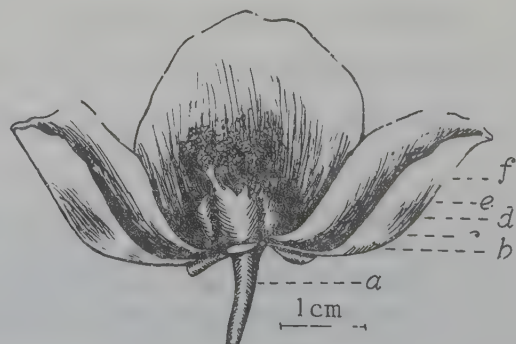


Fig.110.- Coupes transversales s rie es du gyn c e pr c dent au niveau des ovaires.

Fig.111.- Gyn c e pl iom re   ovaires sup res.



que la région médiane du pétale, épaissie et abondamment irriguée, se creuse en un canal stylaire et se termine par une portion stigmatifère. La seconde est comparable à la première mais seule subsiste une aile pétaloïde alors que la troisième est adnée par sa région adaxiale à la région ovarienne de l'un des 4 carpelles du gynécée. Les placentas (*fig.110*) de 3 de ces ovaires prolifèrent comme nous l'avons vu précédemment; les masses ovulifères mises à nu provoquent la déchirure de la paroi ovarienne ou bien font saillie au dehors au point de jonction des styles.

On remarque ici une influence sexualisante intéressant les pièces périanthaires.

B.- GYNECEE A ONZE CARPELLES

La région ovarienne d'un gynécée pléiomère est surmontée de 11 styles stigmatifères (*fig.111*). Des coupes sérieées mettent en évidence l'existence de 11 loges ovariennes de taille inégale dont 3 sont fertiles et 2 autres ne présentent que des placentas rudimentaires, non ovulifères (*fig.112*). Il nous est

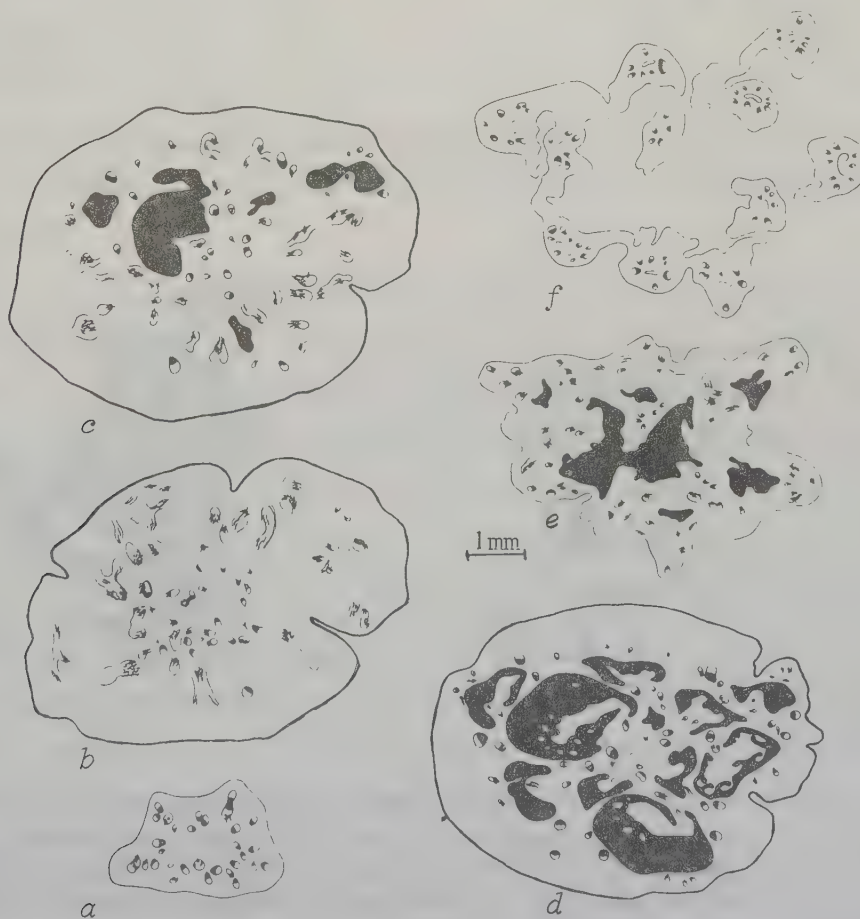


Fig.112.- Coupes transversales sérieées du gynécée pléiomère; *a*, pédoncule floral; *b*, individualisation des pièces périanthaires; *c* et *d*, région ovarienne; *e*, sommet des ovaires; *f*, individualisation des styles.

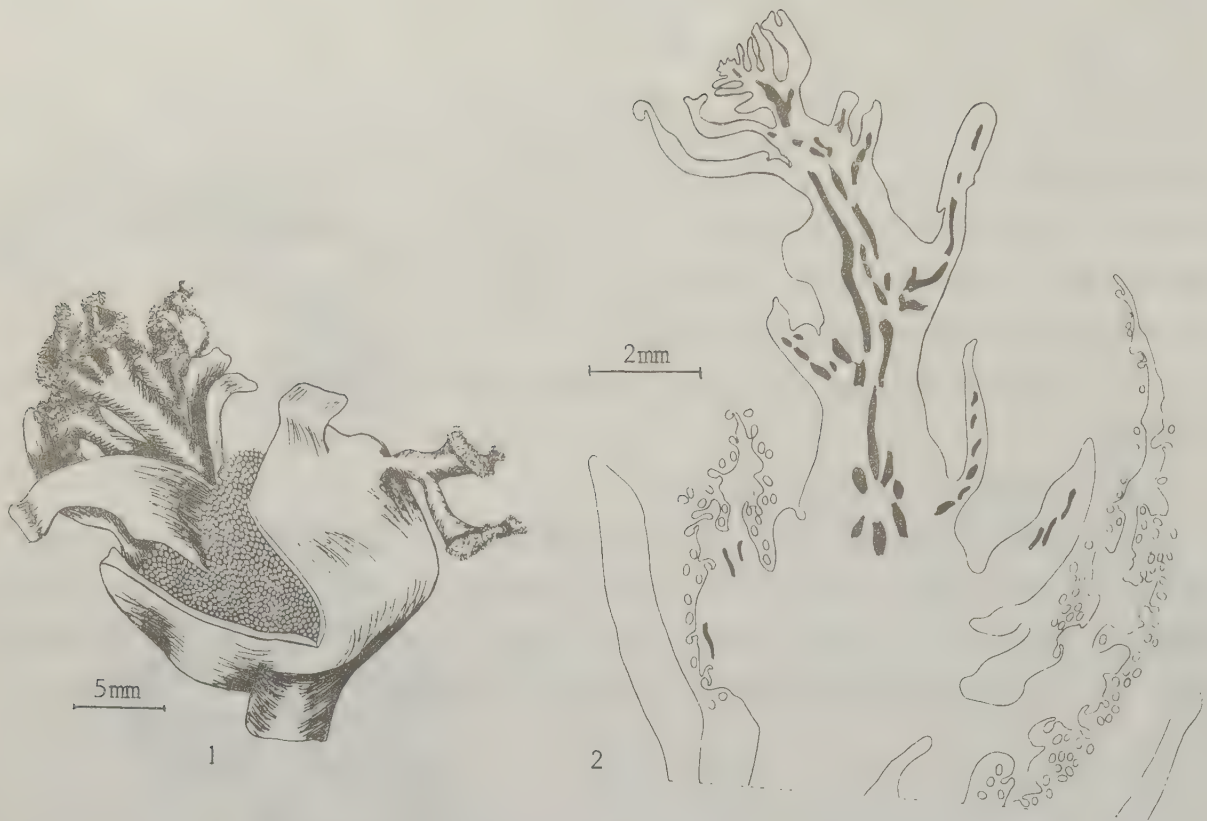


Fig.113.- 1, gynécée prolifère; 2, coupe longitudinale montrant l'importance de l'axe floral allongé.

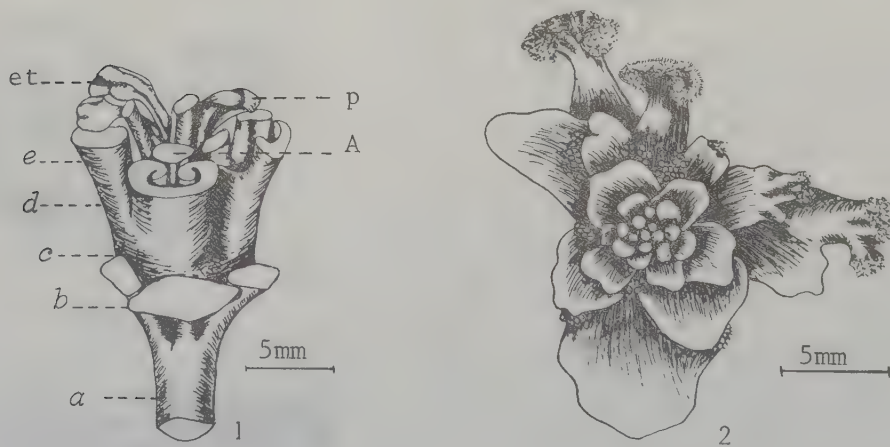


Fig.114.- 1, gynécée prolifère dont on a sectionné les styles pour mettre en évidence l'ensemble complexe qu'il renferme: pétales (p), étamines (et) et un axe (A); 2, surfleur "hermaphrodite" de structure aberrante portée par l'axe (A).

impossible de reconnaître une phyllotaxie nette dans l'ordre d'apparition des 11 loges successives, des phénomènes de contraction ou de télescopage masquant l'organisation de ce gynécée; mais on peut distinguer un premier cycle de 4 loges externes, suivi d'un cycle de 6 loges plus internes et d'une loge centrale; les styles stigmatifères s'individualisent selon la même séquence.

Pour expliquer cette organisation, nous rappellerons la fleur décrite p. 87 (*fig. 83*); c'est une fleur mâle dans laquelle des staminodes ont acquis des caractères femelles; le réceptacle floral, considérablement allongé, se termine par un bouquet de styles stigmatifères. En effet, dans le cas qui nous occupe, l'axe floral, quelque peu prolifère, porte à la place des styles stigmatifères de véritables carpelles disposés en étages successifs.

IV.- FLEURS PROLIFÈRES

Nous venons de décrire des gynécées complexes dont le nombre des constituants élémentaires pouvait varier de 2 à 11. Chez certaines fleurs femelles, la complexité devient plus grande encore et il est même possible d'observer l'axe floral qui a repris croissance émerger entre les styles et porter des appendices variés tels que des pétales stériles ou ovulifères ou des étamines. Dans la plupart des cas, le gynécée n'est pas déformé et les carpelles sont bien reconnaissables, mais la paroi ovarienne se déchire souvent sous la pression des tissus.

Dans la fleur représentée *figure 113,1*, l'axe floral non stérilisé a continué à s'allonger en un axe volumineux ce qui a provoqué la déchirure de la paroi ovarienne, rejetant latéralement les styles et stigmates. L'axe porte une succession de pièces pétaloïdes dont quelques unes ont des caractères femelles (styles stigmatifères) mais il n'y a ni ovules ni étamines (*fig. 113,2*).

Dans une autre fleur prolifère (*fig. 114*), à périanthe normal, la région ovarienne est surmontée de trois styles stigmatifères (*fig. 114,1*) entre lesquels apparaissent des étamines (et), des pétales (p) et un axe recourbé (A) portant un appareil complexe (*fig. 114,2*): pétales ovulifères et stigmatifères, pétales vrais, étamines. Il s'agit ici d'une surfleur "hermaphrodite" de structure aberrante puisque le groupe staminal est apical au lieu de précéder les appareils femelles comme dans les fleurs bisexuées normales. Les coupes effectuées dans la région ovarienne (*fig. 115*) montrent à la base la présence de 3 loges dont une seule est fertile (*fig. 115,c*) et qui fusionnent dans la région supérieure (*fig. 115,d*) par résorption des cloisons. Au sommet, les styles et

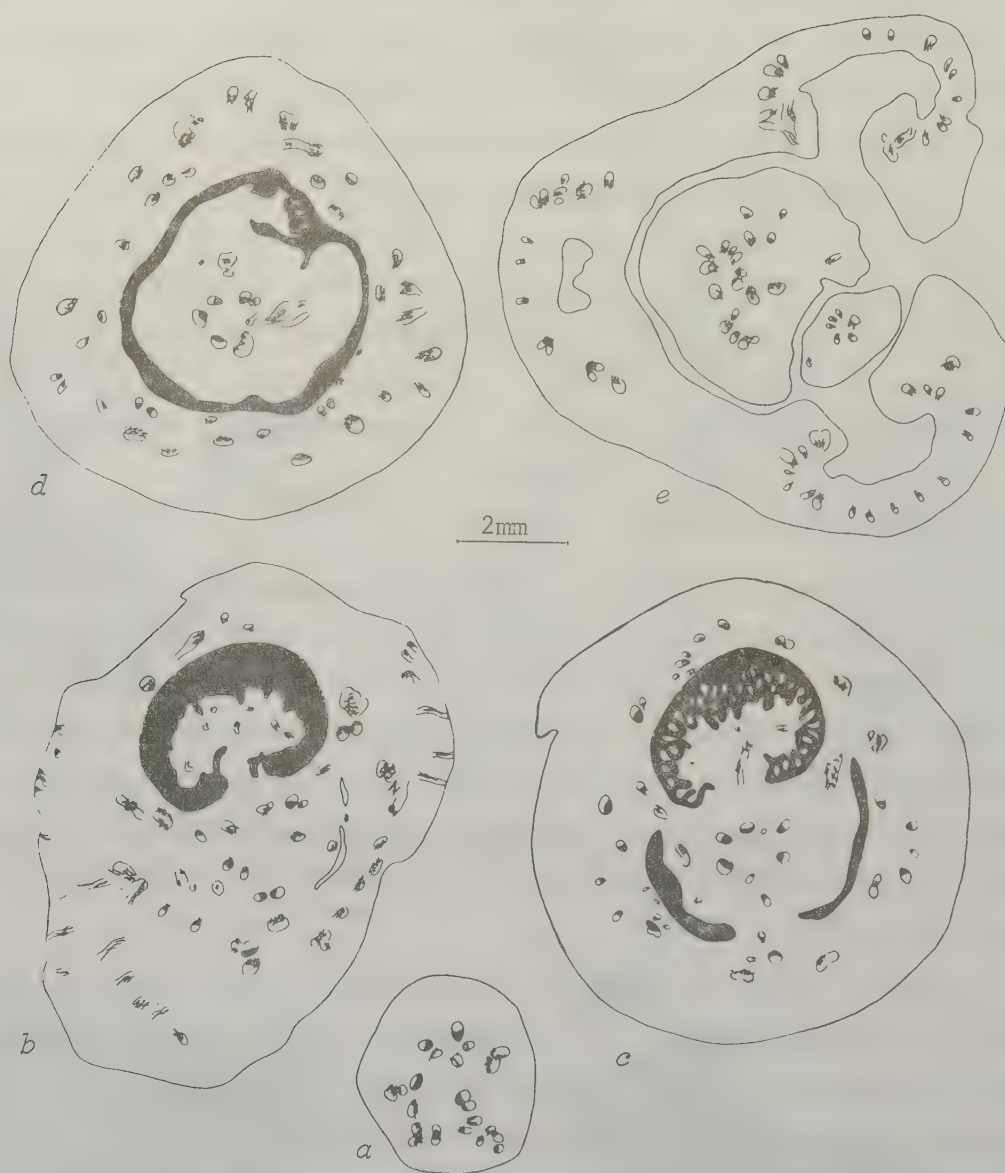


Fig.115.- Coupes transversales s rie es du gyn c e pr c dent; a, p doncule floral; b et c, mise en place des 3 loges dont une seule est fertile; d, les cloisons se r sorberent; e, les styles s'individualisent et l'axe floral allong  devient visible.

CHAPITRE V

ANOMALIES DE L'OVULE

Les ovules anatropes sont insérés en grand nombre sur un placenta involuté.

L'ovule de taille très réduite (0,3 x 0,5mm) présente un tégument blanchâtre muni de fines crêtes délimitant des plaques lisses polyédriques.

L'ovule est le siège de nombreuses modifications spontanées ou induites expérimentalement et dont le résultat est la formation de véritables pétales ou même de carpelles. En effet, sur les pétales ovulifères (*fig.117*), nous avons pu observer toutes les formes de transition entre les ovules caractéristiques contenus dans un carpelle typique et les petites languettes filiformes plus ou moins pétaloïdes. D'autre part, la culture en jour long de 16 heures ou en lumière continue détermine une perturbation de la structure des ovaires dans lesquels il est possible d'observer la présence de petits carpelles ouverts, stériles ou fertiles, disséminés parmi les ovules normaux.

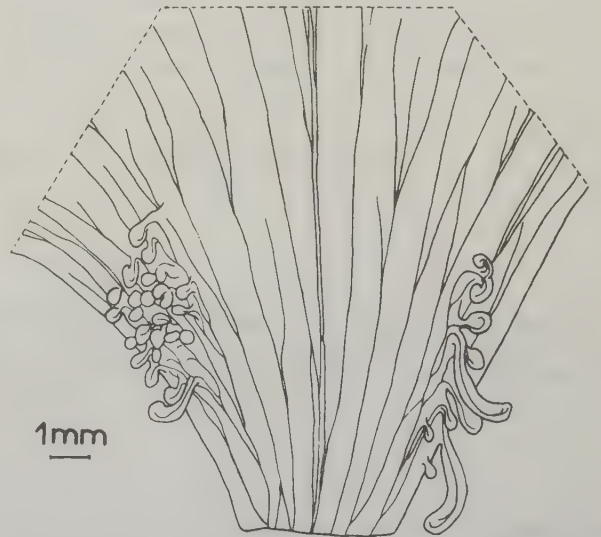
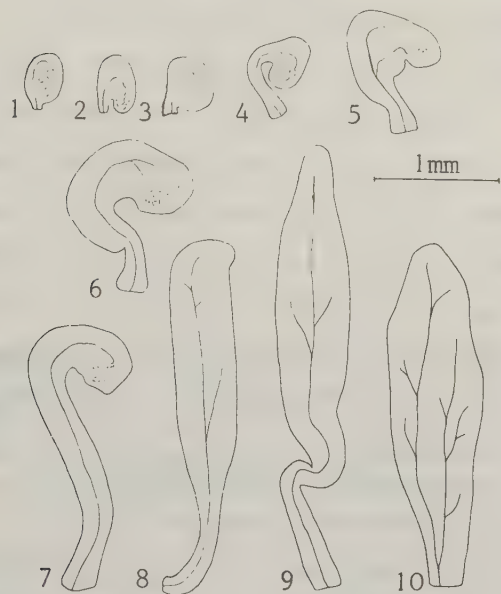


Fig.117.— Face adaxiale de la région marginale basale d'un pétale ovulifère.

I.- FORMES DE TRANSITION ENTRE PÉTALES ET OVULES

Il est possible d'établir une série de pièces montrant les formes de transition (*fig.118*). L'ovule anatrope, parcouru par un seul faisceau conducteur (*fig.118,1*), devient progressivement orthotrope, le funicule reprenant son indépendance (*fig.118,2 à 5*). Le funicule s'allonge considérablement et sa portion supérieure, située immédiatement en dessous du nucelle, s'élargit et se pétalise (*fig.118,6 à 8*); la nervure acquiert quelques petites ramifications; il en résulte une petite pièce pétaloïde, allongée, de forme spatulée et munie

d'un onglet parcouru par une unique nervure (*fig.118,9*); ces languettes, le plus souvent brillamment colorées, de la même consistance que le pétale lui-même, sont parfois élargies et la nervure unique qui les parcourt se dédouble dès la base (*fig.118,10*).



Il est intéressant de remarquer que les ovules ou les languettes pétaloïdes sont parcourus par un unique faisceau libéro-ligneux représentant toujours la

Fig.118.- Evolution ovule-pétale; 1, ovule anatrophe typique; 2 à 5, l'ovule devient progressivement orthotrope; 6 à 8, le funicule s'élargit, se pétalise; 9 et 10, 2 languettes pétaloïdes.

ramification ultime d'une nervure marginale du pétale ovulifère.

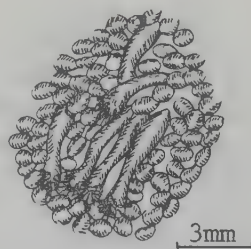
II.- CARPELLISATION DE L'OVULE

La perturbation du rythme photopériodique entraîne, à l'intérieur des ovaires, la transformation des ovules en carpelles ouverts stériles ou fertiles mélangés aux ovules normaux.

A.- CARPELLES STÉRILES

Si on déchire la paroi de certains ovaires, des petites têtes stigmatiques jaunes apparaissent au milieu des ovules (*fig.119*); la présence de pièces intermédiaires montrent que ces petits stigmates dérivent des ovules (*fig.120*).

Fig.119.- Portion de placenta ovulifère prélevé à l'intérieur de certains ovaires; des têtes stigmatiques jaunes se trouvent entremêlées aux ovules.



Comme dans le cas précédent, l'ovule se redresse pour devenir orthotrope (*fig. 120,1 et 2*); le funicule individualisé s'allonge et son extrémité apicale se couvre de légères protubérances (*fig.120,3*) qui, dans certains cas, deviennent filamenteuses, se colorent en jaune vif et constituent alors de véritables

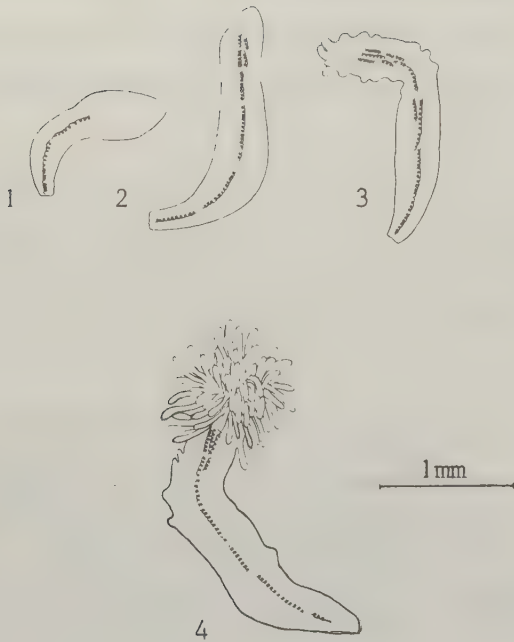
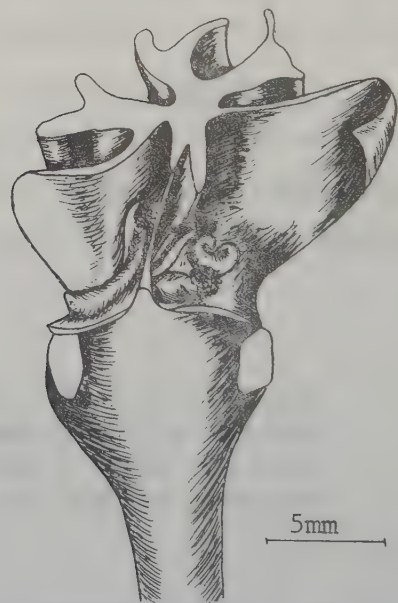


Fig.120.- Evolution ovule-stigmate; 1 et 2, l'ovule devient orthotrope; 3, le funicule individualisé s'allonge et l'extrémité apicale se couvre de protubérances; 4, véritable petit stigmate.

Fig.121.- Lames placentaires d'un gynécée débarassées de leurs ovules; à leur base se trouvent des petites pièces recourbées, creusées en gouttière.



poils stigmatiques (*fig.120,4*). Un petit stigmate parfait se trouve constitué. L'irrigation est simple, assurée par un seul faisceau médian.

A côté de ces stigmates rudimentaires, on peut aussi observer de petites pièces recourbées et creusées en gouttière, localisées soit parmi les ovules, soit à la base des lames placentaires (*fig.121*). Leur apex porte également un grand nombre de poils stigmatiques: ce sont des carpelles stériles ouverts parcourus par une unique nervure médiane qui envoie 2 branches latérales vers les marges (*fig.122*).



Fig.122.- Petits carpelles stériles remplaçant les ovules.

B.- CARPELLES FERTILES

A côté de ces pièces stériles, se trouvent de véritables petits carpelles fertiles puisqu'ils portent eux-mêmes un ou plusieurs ovules sur leurs marges. Ces carpelles sont de forme variée.

- a) Les uns sont pétaloïdes, légèrement trapézoïdaux, et portent des ovules sur leurs marges (*fig.123*). L'irrigation est assurée par un seul faisceau libéro-ligneux qui se ramifie plusieurs fois dans la lame pétaloïde, les ultimes ramifications intéressant les ovules.

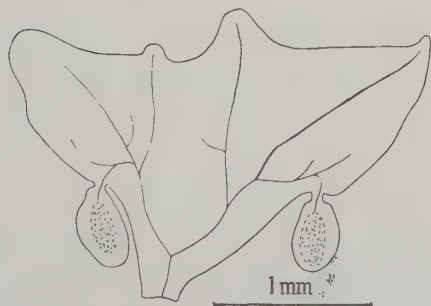


Fig.123.- Carpelle fertile pétaloïde.

- b) Le carpelle représenté *figure 124* est légèrement replié en forme de gouttière et porte un ovule sur chaque marge. La région apicale, encore pétaloïde, est profondément échancrée et les 2 lobes se terminent chacun par une aire stigmatique réduite mais typique.

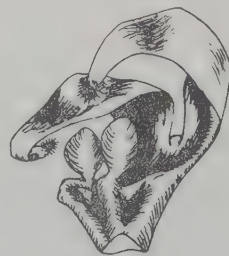


Fig.124.- Carpelle fertile, replié en forme de gouttière, à styles encore pétaloïdes.

- c) Enfin, il n'est pas rare de rencontrer de véritables carpelles ouverts, portant sur leurs marges des ovules plus nombreux et se terminant par une zone stigmatique plus importante (*fig.125*). Ils sont parcourus, encore, par un unique faisceau conducteur qui envoie deux ramifications latérales vers les

marges ovulifères, les ovules recevant chacun une petite nervure issue des branches marginales.

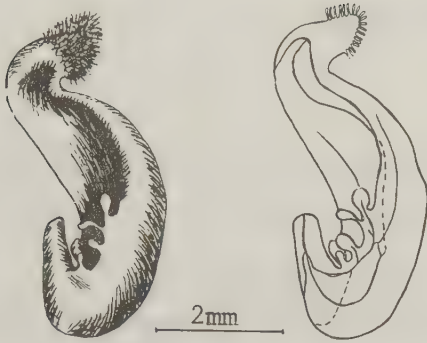


Fig.125.- Véritable carpelle ouvert fertile, recouvert d'une importante zone stigmatique.

- :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: :: -

RESUME DES RESULTATS OBTENUS CHEZ

LE *BEGONIA TUBERHYBRIDA* Voss

Les morphoses tératologiques que nous avons décrites intéressent l'appareil végétatif, l'inflorescence et les fleurs unisexuées.

1.- Appareil végétatif

Les principales modifications se manifestant au niveau des feuilles donnent naissance à des feuilles peltées, scyphiées, diplophylles, lobées et métamérisées.

2.- Inflorescence

Les variations sont de deux types. Les variations spontanées donnent naissance à des dichasiums composés ou inversement à des fleurs solitaires. Les variations induites expérimentalement se traduisent toujours par la présence d'inflorescences complexes telles que le véritable pléiochasium. Ainsi, à partir de l'inflorescence dichasiale simple du Bégonia, nous avons observé tous les termes de transition entre la fleur solitaire et le pléiochasium.

3.- Fleur mâle

Les modifications intéressant l'androcée, très nombreuses et extrêmement importantes, déterminent une très grande variation de la morphologie de l'étamine et une multiplication des pièces qui en résultent. Les staminodes fertiles ou stériles et les pièces hermaphrodites ou femelles mettent en évidence deux faits: la transition entre l'étamine et le pétale d'une part, entre l'étamine et le carpelle d'autre part, et le caractère diplophylle de la pièce mâle.

La multiplication des pièces fait apparaître des fleurs pléiomères stériles, hermaphrodites et unisexuées femelles, c'est à dire des types de fleurs pleines entrant dans la catégorie des fleurs staminodées de FERMOND (130).

Enfin, la distribution anormale de la lumière nous a permis de faire réapparaître des caractères d'inflorescence au sein de la fleur, phénomène confirmant la théorie d'EMBERGER (123, 124, 126) selon laquelle "une fleur est une inflorescence très contractée".

4.- Fleur femelle

Les modifications du gynécée sont extrêmement variées: polymorphisme des ailes ovariennes, pétalisation des styles et des stigmates, variation de la

Q U A T R I E M E P A R T I E

ANALYSE DES RESULTATS

Nous avons décrit, chez le *Begonia tuberhybrida*, les variations morphologiques spontanées ou induites expérimentalement, intéressant l'appareil végétatif, l'inflorescence, la fleur mâle et la fleur femelle; nous analyserons les différents types d'anomalies rencontrées.

I.- APPAREIL VÉGÉTATIF

Dans les conditions de nos expériences, la lumière ne semble jouer aucun rôle quant à la formation et à la croissance des axes qui ne subissent aucune modification; par contre, des variations se manifestent au niveau des feuilles qui deviennent peltées, scyphiées, diplophylles, lobées ou composées, la phyllotaxie ne se trouvant cependant pas perturbée; il s'agit ici de différents cas d'hétérophyllie d'ordre expérimental auxquels il faut ajouter d'ailleurs celui qui accompagne toujours normalement les premiers stades du développement de la plante.

A.- FEUILLE NORMALE

Nous avons fait remarquer que les cotylédons et les deux ou trois premières feuilles portées par l'axe hypocotylé diffèrent morphologiquement de toutes les autres feuilles puisque l'asymétrie caractéristique ne se manifeste qu'au troisième ou quatrième noeud. Cette hétérophyllie est liée à l'existence de deux phases de la vie de la plante: la phase juvénile et la phase adulte. Le passage de la forme juvénile, symétrique, à la forme adulte, asymétrique, s'opère progressivement par l'acquisition d'une lobation qui s'accroît et d'une indentation de plus en plus profonde.

Ce dimorphisme foliaire a déjà été signalé chez de nombreuses plantes (VELENOVSKY, 309; GOEBEL, 156; BÜNNING, 48) et plus particulièrement chez les *Begonia carolinaefolia* (101), *semperflorens* (288) et *semperflorens gracilis*

(269). GOEBEL (156), pour lequel cette hétérophyllie dépend des conditions de nutrition, confirme l'opinion de DOPOSCHEG-UHLAR (101) qui, par des expériences de régénération chez le *Begonia carolinaefolia*, a montré une évolution progressive entre la feuille juvénile simple et entière et la feuille adulte composée palmée constituée de six à huit folioles. L'auteur a pensé que cette différence de forme limbaire dépendait de la quantité de substances de réserves accumulées dans les feuilles; les feuilles régénérées par isolement de feuilles adultes présentent toujours la séquence morphologique observée spontanément (troisième ou quatrième feuille composée palmée) alors que les feuilles régénérées à partir de feuilles juvéniles n'atteignent pas le stade adulte avant le septième ou huitième noeud. Plus tard, BÜNNING (48) émet l'hypothèse selon laquelle l'hétérophyllie est induite par l'action de facteurs externes ou internes, par le vieillissement physiologique du point végétatif ou par l'induction de la floraison; cet auteur invoque même l'idée de corrélations étroites entre les hormones de floraison et les substances morphogènes. Selon SIRONVAL (288), chez le *Begonia semperflorens*, la forme de la feuille est caractéristique de l'état sexué de la plante. Tout récemment, HLADIK (184), à la suite de ses observations sur les feuilles du *Didymopanax morototoni* (Aublet) Decaisne et Planchon, Araliacée de l'Amérique tropicale, pense que les différentes transformations foliaires depuis les cotylédons jusqu'à la feuille adulte sont sous la dépendance non seulement des conditions de culture, mais encore de facteurs géniques.

Chez le *Begonia tuberhybrida*, il nous semble bien qu'il existe une corrélation étroite entre la forme du limbe foliaire et l'état sexué de la plante; en effet, il est intéressant de signaler la présence de feuilles à limbe symétrique à la place de bractées au niveau des inflorescences virescentes ou à la place de pièces périanthaires chez les fleurs mâles virescentes, la réapparition de ces formes juvéniles correspondant au retour de la plante vers l'état végétatif. IL faut également remarquer qu'un tubercule adulte, mis en végétation, donne naissance uniquement à des feuilles asymétriques; cela pourrait s'expliquer par le fait que, dans un tubercule, tous les organes de la plante se trouvent induits et restent à l'état latent jusqu'à ce que des conditions favorables permettent leur développement; des hormones de floraison circuleraient donc dans le tubercule et exerceraient leur influence sur les *primordia* foliaires.

B.- FEUILLE MODIFIEE

Une distribution anormale de la lumière induit des morphoses foliaires variées.

1.- Feuille peltée

Certaines feuilles sont peltées, à pétiole cylindrique. Il est intéressant de remarquer que ce caractère, induit expérimentalement chez le *Begonia tuberhybrida*, se retrouve fixé chez d'autres Bégonias appartenant à des sections différentes; nous citerons le *Begonia socotrana* (tubéreux), le *Begonia goegensis* de Sumatra, le *Begonia paulensis* du Brésil et le *Begonia nelumbiifolia* du Mexique (rhizomateux); en 1946, SMITH et SCHUBERT (289) décrivent quatre nouvelles espèces de Bégonia, originaire du Guatemala et l'une d'elles, le *Begonia sciadophora* Smith et Schubert, possède des feuilles peltées, longuement pétiolées; MONOD (241) signale des feuilles peltées chez le *Begonia crateris* Exell des Iles de São Tomé mais FERREIRA (131) montre, un peu plus tard, que, seules, les feuilles jeunes de ce Bégonia sont peltées; HALLÉ (172) rencontre le même type foliaire chez deux Bégonias du Gabon, le *Begonia triflora* Irmscher et le *Begonia ferramica* Sp. Nov.; enfin, ZIESENHENNE (320) décrit deux nouveaux Bégonias rhizomateux mexicains dont l'un, le *Begonia corzoensis*, porte des feuilles peltées à limbe symétrique.

Chez le *Begonia tuberhybrida*, les feuilles deviennent peltées par une légère connation des deux oreillettes basales, dans la zone adaxiale; ce phénomène confirme l'hypothèse émise par DUCHARTRE (104) selon laquelle "les feuilles peltées seraient purement et simplement des feuilles à deux grandes oreillettes basilaires, soudées entre elles par leurs bords en regard".

2.- Feuille scyphiée

Il faut distinguer, parmi les feuilles scyphiées, celles qui proviennent de la connation plus ou moins complète des deux marges du limbe (thécie tubuleuse de VUILLEMIN, 313) et celles qui dérivent de feuilles peltées par croissance différentielle du limbe. A la première catégorie, appartiennent les feuilles du *Nepenthes* ou du *Sarracenia*, par exemple; les morphoses, dont nous avons expérimentalement induit la formation chez le *Begonia tuberhybrida*, appartiennent à la seconde catégorie. Nous n'avons jamais observé aucune feuille scyphiée chez les plantes témoins; cependant, DUCHARTRE (67, 106) en avait signalé un cas chez un *Begonia*.

Le phénomène de scyphogenèse, provoqué ici sous l'influence de la lumière, peut apparaître spontanément dans la nature et plusieurs chercheurs l'ont

observé et décrit chez diverses plantes de position systématique fort différente: le *Lactuca sativa* L., le *Brassica oleracea* L. [DC.](153), l'*Althaea rosea* L. (176), le *Ficus Krischnae* (98), le *Primula Arendsii* (155), le *Portulacaria afra* et le *Phyllocactus crenatus* (156), le *Carpinus Betulus* L. et l'*Heracleum Spondylium* Tournf. (118), le *Bergenia cordifolia* Sternb. entre ses deux périodes de floraison (84, 197). Des morphoses comparables ont été produites à plusieurs reprises par des techniques expérimentales diverses:

- mutilation de la tige chez l'Épinard, le Coudrier, le Maïs (34),
- ablation de l'une ou des deux feuilles cotylédonnaires à différents stades du développement chez le Chou-fleur et le Chou-Milan (103),
- pulvérisation des plantes par des solutions diverses: acide 2-4-dichlorophénoxyacétique (2-4-D) chez le *Linum usitatissimum* L. (261, 262), le *Tropaeolum majus* (141), l'*Euphorbia marginata* Pursch (81, 69, 71), le *Zebryna pendula* Schnizl. (10, 11), le *Saponaria officinalis* L. (11), le *Taraxacum Dens-leonis* L., le *Plantago media* L., le *Plantago lanceolata* L. et le *Primula elatior* Jacq. (117); acide 2-chloro-9-fluorenone carbonique (CF) chez le *Begonia semperflorens* (270),
- trempage des graines dans le 2-4-D chez le *Rumex acetosa* L., le *Cheiranthus Cheiri* L., le *Fragaria vesca* L. (49),
- perturbation du rythme photopériodique chez le *Streptocarpus Rexii* Lindl. [°].

Chez le *Begonia tuberhybrida* ainsi que chez le *Bergenia cordifolia* (84, 197), les scyphies formées sont parfois très asymétriques, le côté proximal étant beaucoup moins développé que le côté distal; nous avons même observé des formes de transition entre la feuille peltée et la scyphie, deux morphoses comparables ainsi que l'a d'ailleurs fait remarquer GAVAUDAN (142) qui pense que "la feuille ascidiale se dérive facilement à partir de la feuille peltée car les ontogénèses des deux types sont très étroitement liées".

Il faut remarquer que ces deux types de morphoses (feuilles peltées et ascidiales), étrangères au *Begonia tuberhybrida* et constituant des phénocopies de caractères existant chez d'autres Bégonias de sections différentes ou même chez des genres appartenant à des familles de position systématique éloignée, peuvent apparaître dans une seule espèce. Il serait donc intéressant, et c'est

une hypothèse de travail, d'étudier systématiquement l'évolution de l'infrastructure cellulaire au niveau des *primordia* foliaires dans nos conditions expérimentales.

3.- Feuille diplophylle

Dans nos conditions expérimentales, cette forme est plus fréquente que la forme peltée ou scyphiée; elle est comparable à celle qui caractérise le *Begonia cordifolia* avant la seconde période de floraison annuelle (84, 197) et à celle que nous avons obtenue sous l'action de la lumière chez le *Streptocarpus Rexii*.

Bien que GAVAUDAN (142) souligne la rareté de ce type foliaire dans le domaine végétatif normal, CUSSET (74) dresse une liste importante de feuilles diplophylles rencontrées dans des familles très différentes: Renonculacées, Rosacées, Loganiacées, Polygonacées, Crucifères. On peut donc considérer que ce caractère de diplophyllie existe à l'état latent dans le règne végétal. En effet, le traitement des graines par diverses substances chimiques (acides 2-3-5-triiodobenzoïque, 2-4-dichlorophénoxyacétique, 2-4-5-trichlorophénoxyacétique) a permis d'obtenir ce type d'anomalies chez plusieurs DICOTYLEDONES de position systématique très variée (145).

Des coupes sériées dans les feuilles diplophylles montrent que, parmi les faisceaux libéroligneux provenant du pétiole, certains innervent le limbe principal, les autres se dirigent vers les appendices ventraux; cette vascularisation ressemble à celle qui a été décrite chez le *Caltha dionaeifolia* Hook.f. (74). CUSSET (74) donne une description détaillée de la feuille diplophylle de l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev. et pense que la présence de deux longs entonnoirs décurrents de chaque côté du pétiole pourrait être provoquée par "une dysharmonie de croissance entre les faces ventrale et dorsale de la base foliaire" et, quand le pétiole se différencie, par "la zone d'accroissement intercalaire qui le forme et qui intéresse la région topographiquement basale des oreillettes"; ce dernier cas est analogue à la feuille diplophylle du *Begonia tuberhybrida* chez laquelle nous avons observé la présence de quatre entonnoirs à la base du limbe (fig. 41,3).

Ces morphoses foliaires sont extrêmement intéressantes à considérer car leur vascularisation est comparable à celle des organes sexuels tératologiques et permet de faire comprendre l'origine véritable des organes reproducteurs (étamines et carpelles). D'ailleurs, nous avons déjà montré dans un travail précédent (16) l'évolution entre une pièce foliaire ascidiale ou diplophylle et l'étamine et nous verrons plus loin (p. 140 à 144) que la pièce mâle n'est

pas autre chose qu'une feuille diplophylle dont le caractère ne se manifeste que dans les conditions expérimentales.

4.- Feuille métamérisée

Les phénomènes de croissance différentielle peuvent donner naissance, soit à une lobation plus ou moins marquée, soit à une métamérisation longitudinale et la feuille devient alors palmatipartite, palmatiséquée ou "composée".

Ces formes qui apparaissent chez le *Begonia tuberhybrida* sous l'influence de la lumière caractérisent d'autres Bégonias appartenant à des sections différentes; les feuilles sont

- palmatipartites chez le *Begonia Dregei* (tubéreux), le *Begonia heracleifolia* et le *Begonia ricinifolia* (rhizomateux) et quelques espèces à tiges bambusiformes telles que le *Begonia olbia*, le *Begonia aconitifolia*, le *Begonia philodendroides* découvert en 1954 au Mexique (320),

- palmatiséquées et rappellent celles qui caractérisent deux espèces frutescentes, le *Begonia acerifolia* et le *Begonia platanifolia* et deux espèces rhizomateuses, le *Begonia falciloba* (290) et le *Begonia acutiloba* (289),

- "composées" comme chez le *Begonia caroliniaefolia* (101).

Le phénomène de lobation ou de métamérisation peut apparaître spontanément chez diverses plantes: il a été signalé chez le Poirier (151), le *Lonicera japonica* Thunb. (176), une variété de *Begonia* dite Hélène Uhder (75), un plant monstrueux de Silène (255), des "plantules" de diverses Vitacées (134), la Pivoine double (141), le *Bergenia cordifolia* (197), les *Bauhinia* et les Passifloracées (74); chez ces dernières plantes, CUSSET (74) fait intervenir plusieurs phénomènes au cours de l'évolution des feuilles; la présence de glandes foliaires, leur migration et leur disparition lui ont permis d'envisager une évolution allant de la feuille simple à la feuille composée, puis de celle-ci à la feuille simple, et de cette dernière à la feuille composée. Pour cet auteur, la notion de feuille "simple" et "composée" apparaît comme très relative: ce qui existe, dit-il, "ce sont des passages cycliques d'un de ces aspects à l'autre". Il a montré que le même phénomène se produisait chez les Bauhiniées.

La lobation ou la métamérisation peuvent être induites sous l'influence de plusieurs facteurs: 2-4-D chez l'Acer et le Houblon (141), le *Valerianella olitoria* Poll., le *Campanula rapunculoides* L., le *Malva moschata* L. (49), l'*Euphorbia marginata* Pursh et l'*Euphorbia Lathyris* L. (70, 71), lumière chez le *Scabiosa canescens* W. et le *Scabiosa ucranica* L. (58, 59, 60), le *Primula obconica* Hanse (83), le *Cleome spinosa* L. (15).

Ainsi, chez la plante qui nous intéresse, la feuille manifeste une tendance à se lobier, puis à se métamériser, c'est-à-dire à reprendre son caractère primitif. Ceci n'a rien qui puisse nous étonner, EMBERGER (127) n'a-t-il pas dit "les feuilles composées à stipelles (*Thalictrum*) sont, dans certains cas au moins, des témoins de l'ancien état où le rachis principal était encore axe portant des feuilles stipulées, maintenant folioles". Les techniques que nous utilisons pourraient donc permettre une étude expérimentale de la phylogénèse puisque les caractères induits représentent le plus souvent des phénomènes de caractères ancestraux.

L'observation des feuilles, ainsi devenues palmatipartites ou palmatisées par phyllotomie selon la terminologie de SCHNELL (283), permet de remarquer que chaque foliole a tendance à devenir l'homologue d'un territoire foliaire plus ou moins important, parcouru par l'une des nervures "principales" de la feuille. Nous avons donc fait réapparaître, sous l'influence de la lumière, un caractère inscrit à l'état latent chez le *Begonia tuberhybrida* et que CUSSET (74) avait pressenti chez le *Begonia vitichotoma* Hort. puisqu'il avait écrit que "chaque nervure primaire du *Begonia vitichotoma* (et le territoire foliaire qui l'entoure) doit être considérée comme l'homologue d'une foliole du *Begonia muricata* Schweinf.". D'autre part, cet auteur, en collaboration avec VILLIERS (310), a émis l'hypothèse que, sur le limbe du *Begonia*, "l'absence d'une nervure primaire vraiment nette est une caractéristique à rapprocher de l'existence, dans le même genre, de feuilles véritablement composées, comme chez le *Begonia muricata*, ou très profondément lobées, comme dans le *Begonia heracleifolia*"; cette hypothèse est largement confirmée par nos techniques expérimentales: la lumière a, en effet, induit chez un seul *Begonia* des feuilles lobées plus ou moins profondément ou des feuilles "composées".

Nous avons aussi signalé la présence de petites "folioles" de taille extrêmement réduite à la base du limbe. Dans des conditions expérimentales semblables, G. DEBRAUX (83) avait observé le même phénomène chez le *Primula obconica*. De telles morphoses naissent spontanément dans la nature puisque SCHNELL (283), en observant certains *Ulmus*, avait écrit: "chez certaines plantes à feuilles simples, il peut arriver que le sommet du pétiole porte une sorte de petite foliole, qui apparaît comme un élément détaché du limbe"; pour cet auteur qui a décrit la présence de petites folioles, irrégulières, sur le pétiole du *Geum*, et de folioles surnuméraires insérées à la base sur le côté réduit de folioles asymétriques du Sureau, de certaines Juglandacées, il s'agit

d'articles foliaires dont chacun "s'est détaché du limbe et a *repris* son indépendance". M. ASTIÉ (15) a récemment décrit le même type d'anomalie chez le *Cleome spinosa* dont la photopériode a été perturbée.

C.- EXCROISSANCES VASCULARISEES

Nous avons décrit la présence d'excroissances abaxiales formées d'un appendice cylindrique terminé ou non par une scyphie et prolongeant l'une des nervures "principales" de la feuille; induite chez le *Begonia tuberhybrida* sous l'action de la lumière, cette morphose, spontanée chez le *Brassica oleracea* (156), a été expérimentalement provoquée par le 2-4-D chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* (71), non seulement au niveau des feuilles végétatives, mais aussi au niveau des bractées d'ombelles et d'ombellules ou des bractées dichasiales. Ces formations semblent résulter de "l'extension d'une nervure" selon la théorie de WORSDELL (319). Il est intéressant de remarquer que la "scyphie meriphylle" ou l'appendice filiforme prolonge une des nervures de la feuille; si la morphose est unique, elle prolonge indifféremment l'une quelconque des nervures: ainsi, chez le *Begonia tuberhybrida*, toutes les nervures ont la même valeur; "il y a donc concurrence entre toutes les nervures d'ordre un, et non dominance de la première formée sur les autres, comme c'est le cas habituel"; cette affirmation a été émise par CUSSET et VILLIERS (310) à la suite de leurs observations sur l'ontogenèse foliaire du *Begonia vitichotoma*, au cours de laquelle "toutes les nervures primaires apparaissent quasi simultanément et se développent en même temps".

II.- INFLORESCENCE

Dans le courant du 18ème siècle, LINNE (208) créa le terme *inflorescentia* pour désigner ce que l'on appelait le *modus florendi* et dans *Philosophia botanica* (1751), il eut le premier l'idée d'établir une nomenclature et une classification des inflorescences en considérant la variabilité de la disposition des fleurs sur les axes; cet ouvrage fondamental incita de nombreux auteurs à étudier les différents types d'inflorescences qu'ils rencontraient, à les classer, à établir les relations qui pourraient exister entre elles. Nous citerons les classifications de GUILLARD (163, 164) qui a essayé d'émettre des lois pour définir l'inflorescence, EICHLER (122) qui établit une séparation entre inflorescences simples et composées, CELAKOWSKY (52) qui fit une distinction entre les inflorescences indéfinies et définies. Plus récemment, GOEBEL (156), adoptant la classification de EICHLER, montra que la diversité des inflorescences

était le résultat d'un rythme symétrique et asymétrique du développement des fleurs. EMBERGER (125), reconnaissant que la structure des inflorescences est régie par les mêmes lois que la ramification des organes végétatifs, distingue, lui aussi, des inflorescences indéfinies et définies. TROLL (302), reprenant les théories de EICHLER, y apporte cependant quelques modifications: il conserve les deux groupes constitués par les inflorescences simples et les inflorescences composées mais subdivise ces dernières en deux catégories suivant que les inflorescences partielles sont racémeuses ou cymeuses.

A plusieurs reprises, des théories ont été émises pour établir les relations existant entre les différents types d'inflorescences.

- NAEGELI (246) pensait que le type primitif est la panicule dont la floraison est centripète et à partir de laquelle, par réduction, on aboutit au thyrses, au dichasium ou à la fleur solitaire.

- Selon PARKIN (254), les inflorescences proviennent de la fleur solitaire par addition de fleurs ou de groupes de fleurs.

- Pour RICKETT (268), le type primitif serait le dichasium qui représente "une sorte d'unité d'inflorescence" et les inflorescences complexes seraient alors formées par des assemblages variés de ces différentes unités. Rappelons que le dichasium est constitué de trois fleurs, une fleur centrale et deux fleurs latérales plus jeunes axillées chacune par une bractée.

- Selon EMBERGER (125), le type fondamental est la grappe pour les inflorescences indéfinies, la cyme pour les inflorescences définies mais il existe des rapports certains entre les deux types.

- MARESQUELLE (215) pense également que "l'inflorescence fondamentale est le type centrifugé à silhouette générale de corymbe ou de grappe".

Les variations de l'inflorescence, spontanées ou induites expérimentalement, donnent naissance chez le *Begonia tuberhybrida* à de nombreux types et nous avons pu observer des termes de transition entre la fleur solitaire et le pléiochasium en passant par le dichasium simple, type d'inflorescence le plus communément rencontré chez cette plante.

A.- MODIFICATIONS DE L'INFLORESCENCE

Nous avons montré, en effet, que la lumière pouvait induire des inflorescences complexes telles que le dichasium composé ou même un véritable pléiochasium selon la terminologie de SCHIMPER (281); en effet, le pléiochasium que nous avons décrit page 67 est constitué d'un rameau principal portant quatre

rameaux latéraux secondaires qui sont eux-mêmes de petites inflorescences dichasiales, l'ensemble réalisant, selon TROLL (302), une inflorescence en thyrsse que l'on rencontre chez un grand nombre de plantes de position systématique fort différente (Labiées, Scrofulariacées, Gesnériacées, Chénopodiacées, Amaranthacées, Boraginacées); ajoutons que ce pléiochasium présente une phyllotaxie décussée au sens de TROLL (302), comparable à celle que l'on rencontre chez une Labiée, le *Satureja calamintha*.

La présence d'inflorescences complexes a déjà été signalée chez d'autres Bégonias. MATZKE (220), chez quatre variétés de *Begonia semperflorens*, a montré que l'inflorescence débute par un dichasium axillaire dont les rameaux latéraux se développent en cincinnus après une ou plusieurs ramifications. Chez le *Begonia cathayana*, R. NOACK (248) a décrit la présence de dichasiums axillaires constitués de sept fleurs en moyenne et devenant plus complexes par ramification des rameaux latéraux ("... dass das Dichasium in einen Wickel übergeht"). Plus récemment, F. RINGE (269) a signalé la transformation de l'inflorescence du *Begonia semperflorens gracilis* en un pléiothyrsse ouvert.

Les inflorescences complexes, induites expérimentalement, apparaissent par addition de dichasiums complets ou incomplets sur l'inflorescence simple. Nous pouvons donc considérer que les diverses inflorescences que nous avons observées sont constituées par les "unités d'inflorescence" de RICKETT (268) représentées par le dichasium; nous apportons donc des arguments favorables à l'hypothèse de cet auteur quant à la formation des inflorescences composées. Rappelons que, chez la Saponaire dont l'inflorescence est un pléiochasium, M. ASTIÉ (21, 11, 12) a réussi à déterminer la formation de plusieurs inflorescences figurant sur le diagramme établi par LAWRENCE (193) et résumant les conceptions de RICKETT (268); elle a montré que l'unité de toutes ces inflorescences variées étaient le dichasium. L. SIMON (227) a mis en évidence, chez le *Pelargonium zonale* Ait., la formation d'inflorescences complexes à partir de dichasiums ou de trichasiums.

Les dichasiums additionnels sur l'axe principal de l'inflorescence peuvent être assimilés à des pousses de renfort selon la terminologie de MARESCUELLE (216) qui appelle "floraison de renfort l'ensemble des phénomènes de floraison (fleurs ou inflorescences) qui s'ajoutent à la floraison minimale quand la vigueur de la croissance le permet"; ces pousses de renfort correspondent aux "Bereicherungstriebe" ou "Parakladien" de TROLL (302). Chez le *Begonia tuberhybrida*, la base de l'axe inflorescentiel a présenté "une zone d'enrichissement" qui a donné naissance aux paraclades, phénomène exprimant un accroissement

de vigueur de la plante sous l'action de la lumière. SELL (284, 285, 286) a montré, chez le *Veronica* et quelques Acanthacées, que cette zone d'enrichissement était plus ou moins étendue. F. RINGE (269) a observé des inflorescences de renfort chez le *Begonia semperflorens gracilis* au niveau de cette zone.

Inversement, nous avons décrit des inflorescences constituées uniquement de la fleur mâle centrale du dichasium munie de deux bractées. D'après SELL (285), le dichasium "apparaît comme le résultat de l'enrichissement de la fleur par fertilisation des préfeuilles"; il y a donc eu chez la plante qui nous occupe, appauvrissement de ces préfeuilles aboutissant à la fleur solitaire qui correspondrait alors à la floraison minimale du *Begonia tuberhybrida*.

Nous avons fréquemment observé des inflorescences réduites à une fleur unique. Ce fait n'est pas rare dans le règne végétal et EMBERGER (124) a montré, chez les Moracées et les Rhamnacées, toutes les formes de transition entre l'inflorescence plus ou moins complexe et la fleur solitaire; des observations analogues ont été faites par NOZERAN (251) chez les Oléacées et les Cornacées, R. RIVIERES (271, 272, 273) chez les Urticacées, en particulier dans la tribu des Forskolées.

B.- VIRESCENCE DE L'INFLORESCENCE

Nous avons montré qu'un excès de lumière pouvait induire des inflorescences complexes portant des fleurs virescentes à l'aisselle de bractées plus ou moins foliarisées.

La virescence partielle de l'inflorescence, apparue spontanément, a été décrite par GERMAIN DE SAINT PIERRE (148) chez le *Plantago lanceolata* L., SCHLECHTENDAL (282) chez le *Plantago major* L., CLOS (62, 63) chez le *Trifolium repens* L. et le *Diclytra repens*, MALINVAUD (212) chez le *Mentha rotundifolia* Huds., VUILLEMIN (313) chez plusieurs Plantains; récemment, WEBER (315) a signalé la présence de bractées foliarisées sur les inflorescences du *Chaenomeles* apparues à la fin de l'automne sur le vieux bois. De nombreux chercheurs ont montré que ce phénomène pouvait être induit sous l'action de facteurs divers:

- action de l'acide 2-4-dichlorophénoxyacétique chez le *Saponaria officinalis* (11), l'*Euphorbia Cyparissias* L. (78, 72), l'*Euphorbia marginata* (72, 71),

- parasitisme animal dû à un insecte chez le *Salix Babylonica* (147) et chez l'*Euphorbia Esula* L. (72, 71),

- parasitisme végétal dû à l'*Uromyces pisi* chez l'*Euphorbia Esula* L. (72, 71),

- perturbations de la photopériode chez le *Kalanchoe Blossfeldiana* (60), le *Bryophyllum Daigremontianum* (Hamet et Perrier) Berger (79, 77, 11, 82), le *Primula obconica* (18, 83), le *Cleome spinosa* (14, 15).

Les virescences mettent en évidence la nature foliaire des bractées inflorescentielles. Nous avons décrit de façon détaillée (p. 63 à 65) une série de pièces montrant les homologues qui existent entre bractée et feuille: pétiole et limbe semblent correspondre à la zone bractéale médiane, les stipules étant les homologues des régions marginales. D'autre part, nous avons signalé la similitude de texture, de coloration et de forme des bractées et des stipules; ajoutons également que nous avons fréquemment rencontré des bractées bilobées. Ces faits nous fournissent des arguments favorables aux affirmations de DE CANDOLLE (96) selon lesquelles les bractées de la famille des Bégoniacées sont "les deux stipules soudées ensemble plus ou moins complètement". Nous ne pouvons pas certifier la nature exclusivement stipulaire des bractées; il serait en effet nécessaire d'obtenir un spectre plus étendu des formes intermédiaires entre bractées inflorescentielles et feuilles et d'en suivre systématiquement l'étude histologique.

Nous avons signalé deux inflorescences virescentes particulières chez lesquelles l'axe principal ne se termine plus par la fleur mâle du dichasium apical mais par un bourgeon végétatif. Il semblerait ici que, sous l'influence d'un excès de lumière, la plante ait acquis une vigueur telle que l'axe soit capable non seulement de donner naissance à plusieurs paracladies mais aussi de reprendre une activité végétative, fait abondamment décrit par de nombreux Botanistes. Nous citerons le cas d'une inflorescence virescente du *Mentha rotundifolia*, transformée en une "panicule touffue" portant de nombreux petits bourgeons verdâtres (MALINVAUD, 212), des cas spontanés chez certaines Polygonacées où l'on remarque la présence de nombreux bourgeons végétatifs le long des inflorescences (CATARINO, 50), des cas de réversion des inflorescences du *Nicotiana glutinosa* mal développé, signalés par J. DIOMAIUTO-BONNAND (99) au sujet desquels l'auteur avait émis l'hypothèse du rôle important joué par la nutrition dans le phénomène de la floraison; le même auteur (100) cite un cas analogue chez le *Cheiranthus Cheiri* L. récolté à la fin de l'été et attribue ces morphoses à l'apparition des jours courts.

Des réversions semblables ont été induites expérimentalement sous l'action de la lumière chez deux Crucifères: le *Sinapis alba* L. (30, 4, 5, 23) et l'*Alyssum maritimum* Lamk. (250); en effet, le transfert des plantes de jour long en jour court, ou un séjour alterné en jour long, en jour court puis de nouveau en

jour long induit la formation de bourgeons végétatifs le long de l'inflorescence.

Ainsi, chez le *Begonia tuberhybrida*, plante de jour court (198), un excès de lumière a déterminé le méristème apical de l'axe inflorescentiel à produire un bourgeon végétatif à la place d'une fleur.

III.- FLEUR MÂLE

Nous avons décrit la fleur mâle normale du *Begonia tuberhybrida* dont l'androcée est formé d'un grand nombre d'étamines insérées en spirale sur un réceptacle convexe ou conique, et qui sont le siège de variations morphologiques très importantes déterminant la présence de fleurs dont l'organisation est plus ou moins perturbée. Avant de considérer les différents types floraux rencontrés, nous examinerons les variations subies par l'étamine.

A.- ETAMINE

L'étamine du *Begonia tuberhybrida* possède un connectif large, épais, tronqué ou légèrement acuminé à son extrémité; un unique faisceau pénètre dans le filet et se ramifie abondamment au niveau du connectif. Ce type de pièce est comparable à l'étamine "trapue" d'une autre Bégoniacée, l'*Hillebrandia sandwicensis* (139) et à celle du *Begonia boliviensis*, du *Begonia Pearcei* et des espèces acaules (132).

On sait que l'étamine des plantes supérieures ne possède habituellement qu'un seul faisceau non ramifié; de nombreux travaux ont montré que cet organe avait subi, au cours de l'évolution, des modifications profondes. En effet, OZENDA (253), puis MOSELEY (244) ont fait remarquer que, chez plusieurs familles de RANALES, l'étamine possède des caractères primitifs (présence de plusieurs traces vasculaires et prolongement du connectif au-delà du sommet de l'anthère), témoins de la structure de l'organe ancestral qui a donné naissance à l'étamine. D'ailleurs, WILSON (318) et, plus récemment, EMBERGER (123) ont démontré que l'organe staminal des ANGIOSPERMES aurait été autrefois un système dichotomique plus ou moins ramifié, contracté et foliarisé; au cours de l'évolution, la lame s'est rétrécie dans la région basale en individualisant un filet dans lequel il n'existe plus qu'une seule trace vasculaire. Donc, avec son connectif élargi et sa vascularisation relativement développée, l'étamine du *Begonia* serait primitive et représenterait un stade intermédiaire entre l'étamine large et richement irriguée des Magnoliacées, Dégéneriacées, Nymphéacées et l'étamine typique des familles évoluées.

L'étamine, chez le *Begonia tuberhybrida*, est sujette à diverses transformations et les fleurs doubles en fournissent de nombreux exemples; les staminodes fertiles donnant naissance à des pièces reproductrices femelles, à des pièces hermaphrodites et à des carpelles, et les staminodes stériles, constituant de véritables pétales, sont intéressants à considérer car ils permettent de mettre en évidence les homologues qui existent entre les pièces périanthaires et reproductrices et révèlent le caractère diplophylle de l'étamine.

1.- Homologies entre pièces périanthaires et reproductrices

A.- PRESENCE DE PIÈCES PETALISÉES À LA PLACE DES ETAMINES

La pétalisation de l'étamine est une modification fréquente que l'on rencontre chez de nombreuses plantes telles que les Roses, les Camélias, les Nénuphars et la plupart des fleurs doubles; elle fut observée au siècle dernier par de nombreux chercheurs (WIGAND, 317, PAYER, 256, CLOS, 61, 63, 66, CELAKOWSKY, 51, HECKEL, 175, VAN TIEGHEM, 308, GILLOT, 149) et abondamment décrite chez diverses plantes: *Petunia violacea* Hook. (243), *Lilium tigrinum* Gawl. (107, 108), *Antirrhinum majus* L. (113), *Tulipa Gesneriana* L. (121) et en particulier chez les Bégoniacées (187), principalement chez l'*Hillebrandia sandwicensis* (139), le *Begonia semperflorens* var. *gigantea*, hybride du *Begonia semperflorens* et du *Begonia Lynchiana* (116), le *Begonia tuberhybrida* (150).

La pétalisation de l'étamine peut être provoquée expérimentalement sous diverses influences:

- traumatismes infligés à des plants de Carotte et de Plantain (238),
- nutrition défectueuse chez le *Chelidonium majus*, le *Papaver Rhoeas* (235),
- action parasitaire d'un Champignon chez le *Knautia arvensis*, le *Matricaria inodora*, le *Viola silvatica*, le *Primula officinalis* (232),
- présence de galles d'insecte chez le *Scabiosa Columbaria* L. (232) et chez le *Bellis perennis* L. (237),
- action du greffage chez le *Capsicum annuum* L. var. *cayennense* (259),
- traitements chimiques chez le *Saponaria officinalis* (7, 8, 11, 82), le *Tradescantia Zebrina* (10, 11, 82), le *Tropaeolum majus* (87), le *Digitalis purpurea* L. (11), le *Cleome spinosa* (14, 15) et l'*Oenothera biennis* L. (13),
- perturbations de la photopériode chez le *Bryophyllum Daigremontianum* (88, 77), le *Primula obconica* (18, 82, 83), l'*Impatiens Balsamina* L. (89, 90, 91).

Il est intéressant de remarquer que, sur les staminodes fertiles, les sacs polliniques sont disposés au voisinage du point de jonction du filet et de la

lame pétaloïde ce qui communique à la pièce mâle l'aspect de l'étamine qui caractérise certaines ANGIOSPERMES primitives (253). M. ASTIÉ (11) avait décrit des morphoses semblables chez la Saponaire.

L'étude de la nervation montre l'unité du plan de composition des pièces (étamine, staminode fertile et stérile, pétale): le faisceau parcourant le filet staminal est l'homologue de celui qui irrigue l'onglet et la région médiane apicale de la pièce pétaloïde (staminode ou pétale), fait déjà mis en évidence par CLOS (64); les sacs polliniques, comme les ailes du limbe pétaloïde, sont irrigués par les nervures latérales et leurs ramifications ainsi que l'a montré LOWE (211) chez le *Salix Andersoniana*.

La pétalisation de toutes les étamines a pour résultat, dans certains cas, la formation de fleurs volumineuses remarquablement belles, stériles, uniquement constituées par des pièces pétaloïdes. Ces morphoses mettent donc en évidence l'origine staminale de la corolle chez le *Begonia tuberhybrida*, fait démontré par GAUTHIER (139) chez l'*Hillebrandia sandwicensis*. Nous apportons des arguments favorables à l'hypothèse de DE CANDOLLE (93); en effet, à la suite de ses observations sur les fleurs doubles, ce savant avait écrit: "les pétales seraient des étamines extérieures, qui dans l'état naturel et ordinaire des choses sont transformées en lames ou en cornets. Les pétales ne sont pas des organes spéciaux mais un état particulier des étamines". Toutes ces métamorphoses, abondamment décrites et étudiées à la suite des travaux de l'illustre botaniste, ont fait l'objet de recherches nombreuses. TROLL (299, 301), en particulier, avait montré que la présence de pétales échancrés à des degrés divers chez de nombreuses familles de DICOTYLEDONES est un signe très net de l'origine staminale de ces pièces, l'échancrure étant un vestige de la séparation des sacs polliniques; plus tard, à l'aide d'exemples pris chez le *Rosa* et le *Canna*, il a confirmé son hypothèse en affirmant que les pétales appartiennent à l'androcée (301). Par la technique expérimentale, M. ASTIÉ (11) a prouvé l'origine staminale de la corolle chez la Saponaire.

B.- PRESENCE DE CARACTERES FEMELLES SUR LES STAMINODES

Nous avons décrit la présence de petits stigmates plus ou moins bien constitués, dans la région apicale des staminodes stériles. DUCHARTRE (112, 67) avait signalé des pièces analogues dans des fleurs doubles de Bégonias tubéreux et CLOS (68) chez des fleurs mâles du *Begonia semperflorens* "Aigrette". Plus récemment, GODEAU (150) a observé des pétales stigmatifères chez le *Begonia tuberhybrida*. L'étude de la nervation des staminodes stigmatifères montrent que

les styles, irrigués par les prolongements de la nervure médiane du pétale, sont l'homologue de la région apicale accrue du connectif de l'étamine. Une telle homologie avait déjà été mise en évidence par GAVAUDAN et G. DEBRAUX (143) qui rappellent que plusieurs familles possèdent des étamines dont le connectif se prolonge en un "appendice hirsute et à aspect de styles plumeux". De plus, GAVAUDAN et DUPUY (146) affirment que "aussi bien dans le carpelle que dans l'étamine, le style et le stigmate d'une part, l'appendice du connectif d'autre part, sont des parties stériles de sporophylles rigoureusement homologues".

Nous avons fait remarquer que des appendices filiformes, des ovules ou des pièces intermédiaires prennent naissance, *toujours sur la face adaxiale*, sur les marges des staminodes stériles ou fertiles, munis ou non de stigmates. Ce fait, déjà signalé chez le *Begonia* (115) a été observé par MANGIN (213) sur des pétales du *Caltha palustris* et par MARSDEN-JONES et TURRILL (218) chez le *Primula vulgaris*. Chez le *Begonia tuberhybrida*, les pétales ovulifères sont très fréquents; leur morphologie, bien que très variable, et leur anatomie sont importantes à considérer. Nous avons décrit des pétales porteurs d'ovules sur leurs marges basales et surmontés d'un stigmate plus ou moins bien constitué; ils possèdent par conséquent tous les caractères des pièces carpellaires et la réduction extrême des ailes pétaloïdes a pour résultat la formation d'un véritable carpelle. D'autre part, nous avons signalé la présence de pièces ana-

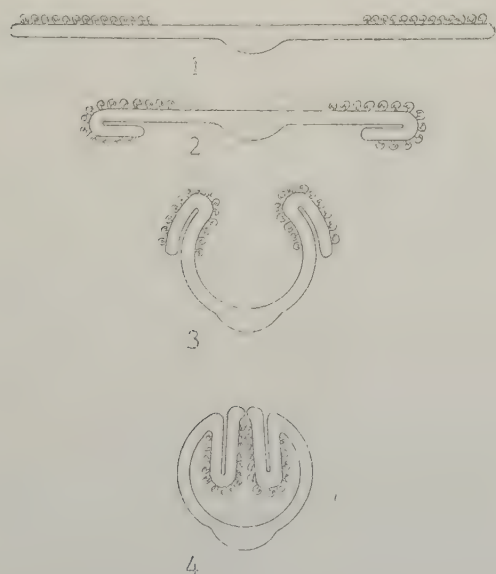


Fig. 126. - Représentation schématique de l'évolution pétale ovulifère-carpelle clos.

d'une scyphie porteuse d'ovules; l'irrigation de ces deux types de pièces (fig. 69, 1 et 2) nous a permis de comprendre non seulement le mode de fermeture du carpelle, mais aussi d'expliquer le caractère bifide du placenta. Nous avons également observé deux staminodes ovulifères connés par une de leurs marges et la structure vasculaire de cet ensemble (fig. 69, 3) nous éclaire sur la présence des placentas, encore bifides, que l'on observe au sommet des ovaires, quand le gynécée devient uniloculaire. Ces faits mettent en évidence l'homologie existant entre le carpelle et le pétale et confirment l'hypothèse (fig. 126)

que nous avons émise dans un travail précédent (196) sur la nature du carpelle et de son placenta complexe.

L'étude de la nervation des staminodes ovulifères et stigmatifères montre que les masses ovulifères sont irriguées, comme les sacs polliniques, par des ramifications de la nervure marginale et ce fait met nettement en évidence les homologues qui existent entre les deux types de pièces reproductrices.

C. - PRESENCE DE PIÈCES CARPELLISEES A LA PLACE DES ETAMINES

L'étamine est remplacée par des pièces hermaphrodites portant à la fois sacs polliniques et ovules, ou bien par des carpelles ouverts fertiles chez lesquels on observe un stigmate plus ou moins bifide et des ovules. Ces cas d'hermaphroditisme ont été abondamment décrits chez de nombreuses plantes: *Sesuvium portulacastrum* (226, 205, 42), *Cheiranthus Cheiri* (42, 109, 65), *Ricinus communis* (26), *Macleaya* (160), divers *Salix* (63), quelques *Crocus* (109, 111), *Helianthus foetidus* (38), *Argemone* (251), *Delphinium* (257) et plus particulièrement chez plusieurs *Bégonias* (245), un hybride du *Begonia boliviensis* et du *Begonia Pearcei* (313) et le *Begonia cathayana* (248).

Le phénomène d'intersexualité peut être induit par différents facteurs:

- hybridation chez les *Bégonias* tubéreux (56),
- condition défectueuse de culture en serre avec une faible intensité lumineuse chez le *Cannabis sativa* et le *Mercurialis annua* (230, 233),
- action de substances chimiques telles que l'acide 2-4-dichlorophénoxyacétique chez le *Saponaria officinalis* (11, 82), le *Reseda odorata* (180, 80, 82), l'*Euphorbia marginata* (71),
- perturbations du rythme photopériodique chez le *Bryophyllum Daigremontianum* (38, 79, 80, 82), le *Primula obconica* (18, 83).

Les sacs polliniques régressent et peuvent être remplacés chacun par une rangée d'ovules. Il est intéressant de faire deux remarques: 1°) l'irrigation de cette rangée d'ovules est assurée, de la même façon que celle du sac pollinique ou de l'aire pétaloïde correspondante, par les ramifications de la nervure marginale, 2°) la première rangée d'ovules, comme la première aile pétaloïde, apparaît toujours en premier lieu sur la lame adaxiale de l'étamine à déhiscence extrorse. Ainsi, il existe bien une homologie entre le massif pollinique et la rangée d'ovules chez le *Begonia tuberhybrida*, fait déjà signalé par MOLLIARD (228) chez la Joubarbe, le *Sinapis arvensis*, le *Narcissus pseudo-Narcissus* et la Tulipe; selon cet auteur, il y a lieu de "regarder le massif pollinique comme l'homologue d'une rangée d'ovules, chacune de ces formations

pouvant se remplacer, ou être toutes deux remplacées par une lame stérile identique". Plus récemment, M. ASTIÉ (11), dans une étude expérimentale portant sur le *Saponaria officinalis*, a mis en évidence cette homologie en précisant aussi que les rangées d'ovules apparaissent uniquement sur la face adaxiale de la pièce mâle (déhiscence introrse), la face abaxiale demeurant toujours stérile. Il en résulte que le placenta n'a pas tout à fait la même valeur chez le *Begonia tuberhybrida* ou le *Saponaria officinalis*, puisque chez le premier nous avons parfois observé la présence d'ovules sur les deux lames adaxiale et abaxiale. Il faut aussi remarquer que la culture des plants de Bégonia en jour long de 16 heures, ou en jour continu, provoque dans la fleur mâle la formation de très nombreuses pièces portant à la fois des sacs polliniques et des ovules, pièces que nous n'avons jamais observées chez des fleurs provenant de plantes cultivées en jour normal. Des résultats comparables ont été obtenus par G. DEBRAUX et M. ASTIÉ chez le *Bryophyllum Daigremontianum* (79, 80, 82) et le *Primula obconica* (18, 83). On voit donc que la lumière est un facteur capable d'induire une combinaison nouvelle de caractères et son utilisation en morphogénèse expérimentale devrait nous amener à élucider le déterminisme de l'édification des verticilles des pièces reproductrices.

2.- Caractère diplophylle de l'étamine

Le caractère diplophylle, peu apparent dans l'étamine normale, est nettement visible dans certaines étamines tératologiques et en particulier dans les pièces hermaphrodites dont les coupes histologiques montrent une orientation inverse des faisceaux conducteurs, constituant ainsi une irrigation en tout point comparable à celle d'un limbe foliaire diplophylle. Ce fait est à rapprocher des observations portant sur les étamines modifiées du *Caltha* (142), du *Saponaria officinalis* (11), les étamines virescentes du *Tropaeolum majus* (77, 87, 11, 82) et nous avons fait remarquer d'ailleurs dans un travail précédent (16) que les caractères pelté et diplophylle correspondent en réalité à un même phénomène.

Pour résumer, nous dirons que, chez le *Begonia tuberhybrida*, l'étamine est une pièce extrêmement intéressante à étudier. Sa morphologie et sa vascularisation mettent en évidence son caractère primitif; ses variations en pièces pétaloïdes avec des stades intermédiaires hermaphrodites révèlent, d'une part, son caractère diplophylle, et d'autre part, les homologies existant entre pétale, étamine et carpelle et, en particulier, entre massif pollinique et massif ovulifère.

Ces équivalences montrent, en outre, de façon nette, malgré les nombreux arguments de PLANTEFOL (260) que les pièces florales ne sont pas des organes *sui generis* et nous verrons plus loin (p. 152) qu'elles ne sont pas autre chose que des feuilles modifiées. Nous sommes parfaitement en accord avec M. ASTIE (11) qui a montré des homologues identiques chez le *Saponaria officinalis*, et HEINSBROEK et VAN HEEL (179) selon lesquels, chez le *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby, "les pétales doivent être équivalents des étamines entières" et qui admettent la nature diplophyllie des pièces florales (étamines, staminodes, pétales, sépales). Nous pouvons schématiser de la façon suivante les relations existant entre pétale, étamine et carpelle chez le *Begonia tuberhybrida*, confirmant ainsi l'hypothèse que nous avons émise dans de précédents travaux (194, 199):

PÉTALE	PÉTALE OVULIFERE	ÉTAMINE	CARPELLE
Région apicale	Région apicale	Prolongement du connectif	Style et stigmate
Région médiane	Région médiane	Filet plus ou moins contracté et connectif	Région ovarienne et placenta caractéristique du <i>Begonia</i>
Ailes	Régions marginales basales repliées sur la face abaxiale	Sacs polliniques	

B.- FLEUR DOUBLE

Les différentes modifications subies par l'étamine du *Begonia tuberhybrida* et la multiplication des pièces ont pour résultat la production de fleurs doubles, diversement organisées, parmi lesquelles il est possible d'établir les catégories suivantes:

- fleurs mâles variables selon la disposition des pièces et leur degré de pétalisation,
- fleurs entièrement stériles par pétalisation complète des étamines,
- fleurs renfermant des pétales ovulifères mêlés à des étamines et des staminodes fertiles ou stériles,
- fleurs hermaphrodites renfermant un véritable gynécée entouré de l'androcée,

- fleurs unisexuées femelles.

En outre, les perturbations de la photopériode ont induit la formation d'ensembles de constitution encore plus variée, tels que des fleurs virescentes fertiles ou stériles ou même de véritables inflorescences plus ou moins complexes au sein de la fleur.

La constitution et la variation des fleurs doubles ou fleurs pleines ont très tôt intéressé les Botanistes et DE CANDOLLE (93) en distinguait plusieurs catégories.

- Les fleurs pétalodées où des pièces appartenant à des verticilles différents sont pétalisées: bractées (*Hortensia*), sépales (*Primula calycanthe-ma*), étamines (*Rosa*, *Papaver*), carpelles (*Anemone*).

- Les fleurs multipliées chez lesquelles l'augmentation du nombre des pièces est due à la multiplication ou au dédoublement de la corolle et des organes reproducteurs transformés en pétales.

- Les fleurs permutées devenues stériles par avortement des pièces sexuelles.

Un peu plus tard, MOQUIN-TANDON (242) montra que la multiplication des pièces s'opère dans le sens latéral ou antéropostérieur; latéralement, elle intéresse tous les verticilles: calice chez diverses Liliacées, corolle chez les Primevères, les Oeillets, les Lilas et quelques Renonculacées, androcée chez diverses Rosacées, Renoncules, Jasmin, Lilas, gynécée chez les Tulipes, Renouées, *Rosa*, *Rubus*, *Clematis*, l'augmentation numérique des étamines étant cependant la plus fréquente; le dédoublement qui s'opère dans le sens antéropostérieur conduit à la formation de plusieurs verticilles de pièces de même nature: dédoublement des sépales chez les Primevères et diverses Liliacées, des pétales chez les Oeillets, les Roses, les Campanules, diverses Labiées, des étamines chez le *Rubus fruticosus*, des carpelles chez diverses Gentianes. Ces phénomènes avaient été désignés par le célèbre Morphologiste sous le nom de "chorises simples", terme repris par MORREN (243) pour remplacer la terminologie si particulière des Horticulteurs (fleurs mantelées, cordonnées, béquillonnées, peluchées).

FERMOND (130) divisa les fleurs doubles en plusieurs catégories en considérant le verticille sur lequel s'est opérée la multiplication des pièces et en reprenant la terminologie de DE CANDOLLE. Toutefois, il fit remarquer que les "fleurs permutées" ne devraient pas être rangées parmi les fleurs doubles

puisque, au contraire, "elles se simplifieraient de tous les verticilles composant l'androcée et le gynécée". Il proposa alors les divisions suivantes:

- fleurs sépalodées, doublées par le calice (Poiriers, Fraisiers, Malvacées, Cactacées, Calycanthacées, *Camellia*),
 - fleurs pétalodées, doublées par la corolle (*Rosa*, *Datura*, *Paeonia*, la plupart des fleurs doubles),
 - fleurs staminodées, doublées par l'androcée (*Gentiana*, *Hypericum* et les fleurs polyandres),
 - fleurs carpelloidées, doublées par le gynécée (*Magnolia*, *Liriodendron*, *Myosurus*),
 - fleurs anthodées, doublées par la formation de petites fleurs à l'intérieur de la fleur principale, phénomène que l'auteur avait appelé "anthosanthie". En outre, devant la diversité de cette dernière catégorie de fleurs, FERMOND proposa des termes appropriés permettant de définir la véritable composition de la fleur:
- fleurs anthodées sépaloïdées, composées de sépales,
 - fleurs anthodées pétaloïdées, formées de pétales (*Primula*),
 - fleurs anthodées staminoïdées, composées d'étamines (*Melaleuca*),
 - fleurs anthodées carpelloïdées, composées de carpelles.

Chez le *Begonia tuberhybrida*, toutes les fleurs mâles doubles que nous avons observées entrent dans la catégorie des fleurs staminoïdées selon la terminologie de FERMOND. Ces fleurs sont diversement organisées selon l'importance des modifications morphologiques subies par les étamines et la disposition des pièces. Il nous a été possible d'établir une série évolutive conduisant de la fleur mâle pléiostaminée à la fleur pleine unisexuée femelle en passant par la fleur pleine stérile et la fleur pleine hermaphrodite.

1.- Evolution de la fleur mâle polystaminée vers la fleur pleine stérile

Ces fleurs pleines, très souvent de taille monstrueuse, ont un péricarpe normalement constitué.

La duplication de l'androcée est connue chez de nombreuses plantes: le *Nymphaea*, le *Malva*, le *Paeonia* (94, 95), le *Lilium auratum*, le *Lilium Martagon* L., le *Lilium elegans* Thunb. (107, 108), l'*Azalea indica* L. (175), l'*Antirrhinum* (113), le *Clematis florida* (149), le *Cheiranthus Cheiri* L. (35); DUCHARTRE avait fait remarquer que, chez le *Lilium tigrinum*, la duplication de l'androcée est toujours accompagnée de celle de la corolle. La formation de fleurs pleines

de ce type a été abondamment décrite chez les Bégonias tubéreux (112) et CHEVALIER (56) attribue ce phénomène à l'hybridation, aux semis successifs et à la culture, pratiques couramment utilisées par les Horticulteurs pour obtenir des fleurs pleines plus recherchées que les fleurs simples.

Il nous est arrivé d'observer, au sein de ces fleurs, des pétales en forme de scyphie ou de cornet et DE CANDOLLE (95) avait décrit aussi les mêmes morphoses chez les fleurs doubles de l'*Aquilegia vulgaris* var. *corniculata*.

La duplication peut être induite sous l'action de facteurs variés:

- nutrition défectueuse et humidité insuffisante chez le *Chelidonium majus* et le *Papaver Rhoeas* (235),

- présence de Champignons parasites chez le *Viola silvatica*, le *Primula officinalis* et les Saponaires (232), ou de galles d'Insectes chez le *Scabiosa Columbaria* (232) et le *Bellis perennis* (237),

- action de l'acide 2-4-dichlorophénoxyacétique chez le *Saponaria officinalis* (11).

BLARINGHEM (36) attribue des origines diverses aux duplicatures qu'il a observées chez plusieurs *Prunus* (âge, repiquages, greffages).

2.- Evolution de la fleur mâle polystaminée vers la fleur hermaphrodite

Nous avons montré dans certaines fleurs pleines, à côté des étamines fertiles et des staminodes fertiles ou stériles, la présence de pétales ovulifères ou même de carpelles ouverts fertiles: ainsi sont réalisées des "fleurs hermaphrodites" chez lesquelles on assiste à une "véritable promiscuité des sexes" (112). De telles fleurs prennent naissance fréquemment chez les Bégonias et DUCHARTRE (114) en avait décrit chez le *Begonia Gaston Malet*, d'autres Bégonias tubéreux et NOACK (248, 249) chez le *Begonia cathayana*.

Il faut cependant noter que ces fleurs hermaphrodites devraient plutôt être qualifiées d'ensembles hermaphrodites; ce sont, comme le montre la figure 80, 1, 2 et 3, de véritables axes portant à la base des pièces sexualisées femelles, et au sommet, des pièces sexualisées mâles, réalisant ainsi le type d'inflorescence que l'on rencontre chez les Aracées, par exemple, ou chez le *Typha*, certains *Carex*, chez des chatons hermaphrodites d'un Saule hybride, le *Salix sepulcralis* (2, 3).

Nous remarquons aussi qu'au niveau de ces complexes floraux, il peut exister le long de l'axe, soit une transformation plus ou moins progressive du sexe femelle en sexe mâle, soit un mélange des organes mâles et femelles. Ceci nous amène à considérer, comme ARNAL (3) l'a fait chez plusieurs PHANEROGAMES,

qu'il existe un gradient sexuel le long de l'axe mais celui-ci ne se manifeste pas toujours; les fleurs mâles doubles du *Begonia tuberhybrida* en donnent de nombreux exemples et montrent également que "la loi de détermination du sexe par la position n'est pas généralisable" (3); de plus, les formes tératologiques que nous avons observées et décrites montrent que les productions florales ne sont pas aussi indépendantes ni aussi différentes que voulait l'affirmer PLANTEFOL (260).

A côté de ces ensembles hermaphrodites que l'on peut difficilement appeler fleurs, nous avons décrit une véritable fleur hermaphrodite dans laquelle un androcée normalement constitué entoure un gynécée tricarpellé à ovaires supères. Cette anomalie, rare chez le *Begonia tuberhybrida*, a été décrite chez d'autres espèces telles que le *Begonia frigida* (245), le *Begonia semperflorens* var. *gigantea* (116), le *Begonia umbraculifera* (189), et aussi chez des plantes de position systématique fort différente: le *Clusia* mâle (275), le *Ricinus* *ru-tilans* (26), le *Cannabis sativa* (229, 230, 293), le *Mercurialis annua* (230), le *Carica papaya* L. (39, 55), le *Magnolia fuscata*, le *Delphinium elatum*, le *Xanthorhiza apiifolia*, le *Persica vulgaris* (313). Selon MOLLIARD (229, 230), la bisexualité est apparue chez le Chanvre et la Mercuriale sous l'influence d'une faible intensité lumineuse et dans des conditions défavorables du milieu; BORDAGE (39) attribue ce fait chez le *Carica papaya* à la mutilation.

Ainsi, soit spontanément, soit sous l'influence de la lumière, la fleur mâle du *Begonia tuberhybrida* peut renfermer soit des ovules et des stigmates portés par des pièces mâles, soit des pièces uniquement femelles à la place des étamines et acquérir ainsi le caractère bisexué. GAUTHIER et ses collaborateurs (140) observèrent la même anomalie chez des plants de l'*Hillebrandia sandwicensis* provenant de germinations âgées de deux ans et dont la période de repos avait subi une perturbation de la thermopériode; ces auteurs ont été amenés à confirmer l'hypothèse de l'existence d'une fleur bisexuée chez les Bégoniacées, émise quelques années auparavant par deux d'entre eux (139): "if petals in the staminate flower are fundamentally staminodia, then petals in the female flower, which are strikingly similar, may also be homologous with stamens. Their presence would indicate a tendency to bisexuality in the primitive flower of Begoniaceae". Il est intéressant de signaler encore que ATSMON et GALUN (22) ont abouti à la même conclusion à propos des fleurs unisexuées du *Cucumis sativus*.

3.- Fleurs devenues unisexuées femelles

Quand le phénomène d'intersexualité intéresse la totalité des étamines et des staminodes fertiles ou stériles, la fleur est alors uniquement constituée de pièces pétaloïdes ovulifères et de styles stigmatifères, le plus souvent réunis au centre pour constituer un véritable gynécée supère; nous sommes donc ici en présence d'une fleur femelle produite par "carpellomanie ou thélygénie" des étamines (termes dûs à VUILLEMIN, 313).

La transformation d'une fleur mâle en fleur femelle plus ou moins bien constituée a été très souvent observée chez les Bégonias: Bégonias tubéreux (112), le *Begonia semperflorens* "Aigrette" (37, 68), le *Begonia semperflorens* Vernon, le *Begonia Gloire de Lorraine* (206), le *Begonia tuberhybrida* (194, 195, 196); selon CHEVALIER (56), elle serait provoquée par l'hybridation, fixée par bouturage chez le *Begonia semperflorens* Vernon.

Des phénomènes d'intersexualité, induits expérimentalement par divers facteurs, ont été décrits chez de nombreuses plantes:

- conditions très défavorables au développement de la plante chez le *Cannabis sativa* L. (230, 280), le *Thalictrum dioicum* (280),

- action de substances chimiques telles que l'acide naphtalène acétique chez le *Cannabis sativa* (181), la morphactine (dérivé de l'acide fluorène-9-carboxylique) chez le *Nicotiana paniculata* (276), l'éthylène chez le *Cucumis sativus* L. (188), l'ABIA chez un Bégonia hybride, le *Begonia cheimantha* Everett (177), l'acide 2-chloroéthylphosphorique chez le *Cucumis sativus* (188),

- perturbations de la photopériode chez le *Primula obconica* chez lequel toutes les pièces florales (sépalés, pétales, étamines) acquièrent des caractères femelles (18, 83).

HESLOP-HARRISSON (182, 183) a dressé une liste importante d'agents capables de modifier l'expression sexuelle des plantes: facteurs physiques, chimiques, hormonaux, génétiques, nutritionnels ainsi que des mutilations. Ces divers facteurs agiraient sur le taux d'auxine qui règle l'organogenèse florale et détermine le sexe de la fleur. Chez les espèces bisexuées (les Caryophyllacées, par exemple), des traitements auxiniques altèrent le développement des organes des deux sexes par suppression de l'un d'eux sans que pour autant l'organisation structurale de la fleur soit perturbée; chez les espèces unisexuées (le *Salix*, par exemple), les traitements provoquent la perturbation du développement d'une seule série d'appendices si bien que des étamines sont partiellement ou totalement métamorphosées en carpelles, ou *vice versa*; dans ce cas, le changement du sexe s'accompagne de modifications au niveau des enveloppes

florales.

C.- VIRESCENCES ET PROLIFICATIONS FLORALES

Nous avons montré qu'un excès de lumière pouvait induire chez le *Begonia tuberhybrida* la virescence des pièces périanthaires ou encore la présence de caractères inflorescentiels localisés au sein de la fleur.

1.- Virescence des pièces périanthaires

La virescence spontanée des fleurs est un phénomène banal, MOQUIN-TANDON (242) n'a-t-il pas dit "une des métamorphoses les plus communes est la transformation des organes appendiculaires [de la fleur] en organes foliacés; cette transformation a été désignée sous le nom de virescence"? Parmi les autres Morphologistes qui ont attiré l'attention sur ce phénomène au siècle dernier, nous citerons MARTINS (219), WIGAND (317), CLOS (63), HEINRICHER (178), HECKEL (175) qui avait décrit cette anomalie sous le nom de "phyllodie ou frondescence". Plus récemment, des morphoses analogues ont été observées par BAILLAUD chez le *Trifolium repens* (25), MEYER chez quelques représentants de la famille des Scrofulariacées (222). D'autres chercheurs qui ont essayé de déterminer l'origine de ces anomalies ont montré qu'elles étaient le plus souvent provoquées par divers facteurs:

- des Insectes ou leurs larves chez le *Stellaria media* (165), le *Trifolium repens* (231), le *Cardamine hirsuta*, le *Capsella Bursa pastoris*, le *Sinapis arvensis* (236), le *Cardamine pratensis*, le *Senecio jacoboea* (234), le *Merremia angustifolia* Hall. (223), l'*Euphorbia Esula* L. (72, 71),

- un Virus chez le *Vaccinium macrocarpum* (223),

- de mauvaises conditions saisonnières chez le *Verbena officinalis* (239) et le *Rubus fruticosus* L. (240).

Enfin, expérimentalement, des fleurs virescentes apparaissent chez le *Tropeolum majus* (87, 77, 11, 82), le *Dipsacus silvestris* Mill. et le *Zinnia elegans* L. (161) sous l'influence de l'acide 2-4-dichlorophénoxyacétique, chez le *Primula obconica* (18, 83), le *Cleome spinosa* (14, 15) et l'*Impatiens Balsamina* (89, 90, 91, 287) sous l'influence de la lumière.

Chez le *Begonia tuberhybrida* soumis à une photopériode anormale, les pièces périanthaires peuvent acquérir des caractères foliaires plus ou moins prononcés et nous avons pu établir une série de pièces montrant des termes de passage entre pétale et feuille (p. 91 à 94). VUILLEMIN qui avait observé les mêmes phénomènes chez le *Tulipa Gesneriana* affirmait que cette plante "offre tous les passages du pétalisme à la foliaison".

De nombreux travaux concernant la virescence des pièces florales ont apporté des arguments confirmant leur nature foliaire. ARNAL (1), dans son étude sur la fleur des Violacées, a montré que, dans chaque pièce florale, il est possible de retrouver les éléments d'une feuille végétative. NEVILLE (247) a décrit chez des fleurs hermaphrodites du *Gleditschia triacanthos* L. des pétales transformés rappelant les jeunes feuilles végétatives encore incluses dans les bourgeons de cette plante. MIEGE et NOZERAN (223), chez le *Merremia angustifolia*, ont observé tous les intermédiaires existant entre sépales, pétales, étamines ou carpelles d'une part, et feuilles végétatives d'autre part. En outre, la culture de pièces florales isolées en milieu aseptique a apporté des preuves irréfutables de leur nature foliaire. En effet, G. DEBRAUX (76, 85, 144) et récemment M. ASTIÉ [°] ont démontré, à la suite de leurs observations sur les pièces périanthaires du *Lilium candidum* L., isolées et cultivées en milieu aseptique, que ces dernières possédaient les mêmes potentialités morphogénétiques et histogénétiques que les feuilles.

Nos résultats sont très importants; ils s'opposent aux théories de PLANTEFOL (260) puisque nous affirmons que toutes les pièces florales sans exception ne sont pas indépendantes les unes des autres; elles ne sont pas autre chose que des feuilles modifiées et non des "formations sui generis d'une nature nouvelle".

2.- Apparition de caractères inflorescentiels sur le réceptacle floral

Nous avons décrit (p. 95 à 97) deux fleurs mâles du *Begonia tuberhybrida* dans lesquelles on observait soit un bourgeon floral à l'aisselle d'une pièce périanthaire, soit, à la place de l'androcée, un groupe d'inflorescences élémentaires diversement composées, axillées ou non par une feuille et dont l'ensemble constitue un pléiochasium. Ainsi, un excès de lumière provoque chez le *Begonia tuberhybrida* un début de ramification du réceptacle floral et, par là même, un retour à l'état inflorescentiel. Des faits analogues ont déjà été signalés par CLOS (63) chez certains *Rosa*, le *Potentilla nepalensis*, le *Fragaria vesca*, FERMOND (129, 130) le *Brassica Napus*, le *Nolana prostrata*, le *Lythrum Salicaria*, le *Nicotiana rustica*, l'*Althaea rosea*, GODRON (152) le *Rubus caesius*, MARCHAND (214) le *Linaria elatine*, CATARINO (50) les Composées, les Crucifères et, plus récemment, NOZERAN (251) chez l'*Allium affsubhirsutum*, M. ASTIÉ (11) chez les fleurs doubles du *Saponaria officinalis* L. var. *flore pleno*, ARNAL (6)

[°] M. ASTIÉ: Recherches inédites.

chez le Radis et la Moutarde; expérimentalement, M. ASTIÉ (11) a obtenu le même type de fleurs chez le *Saponaria officinalis* L. traité par le 2-4-D.

On peut classer de telles anomalies dans la catégorie des fleurs anthodées de FERMOND (130) [fleurs prolifères floripares de MOQUIN-TANDON (242), proliférations axillaires de GODRON (153) ou émergences floriformes du réceptacle de VUILLEMIN (313)].

Chez le *Begonia tuberhybrida*, le réceptacle floral présente donc un début de ramification, un retour vers un stade inflorescentiel, c'est-à-dire vers un stade ancestral selon la théorie d'EMBERGER (123, 124); la fleur mâle ne pourrait-elle pas être d'ailleurs considérée comme un "état préfloral" avec son réceptacle allongé et ses étamines que l'on pourrait interpréter comme des fleurs monostaminées et nues qui peuvent être remplacées, comme nous l'avons vu, par des fleurs femelles nues, ou même par de petites inflorescences dichasiales? Dans ce cas, ne pourrait-on rapprocher la fleur mâle du *Begonia* de l'inflorescence mâle élémentaire du *Liquidambar styraciflua* L. qui, selon EMBERGER (125) pourrait être un état préfloral?

IV.- FLEUR FEMELLE

Le genre *Begonia* est caractérisé par la position infère des ovaires (trois carpelles sont connés par leur région ovarienne adnée aux pièces périanthaires épigynes [type *Daucus* d' EGLER (120)]); nous avons décrit (p. 98 à 119) les variations morphologiques portant sur le nombre des ovaires (méiomérie ou pléiomérie) et leur position ce qui donne naissance à des ovaires semi-infères ou supères.

A.- POSITION DE L'OVAIRE CHEZ LE BEGONIA

Nous allons d'abord considérer la nature de la "paroi ovarienne" dont l'interprétation dans le cas des ovaires infères fut l'objet de nombreuses controverses; diverses théories furent émises pour essayer d'en expliquer la constitution.

- Théorie appendiculaire (VAN TIEGHEM, 306, 307, E. SAUNDERS, 277, G. DOUGLAS, 102). La "paroi ovarienne", de nature complexe, comprend non seulement la région inférieure de la feuille carpellaire (ou des feuilles carpellaires) mais encore les régions basales fusionnées des pièces du calice, de la corolle, et éventuellement de l'androcée. Cette expression "paroi ovarienne" peut prêter à confusion. En effet, selon la théorie appendiculaire, la paroi de l'ovaire infère comprend non seulement la paroi ovarienne proprement dite

(feuilles carpellaires) mais encore le tube andropérianthé qui lui est adné. Cependant, une restriction est apportée par G. DOUGLAS (102) à propos des ovaires des *Rosa*, du *Calycanthus*, des Santalacées et des Juglandacées qu'elle considère comme des axes invaginés. Certains Morphologistes modernes ont tenté de prouver la validité de cette théorie par une étude détaillée de l'anatomie des ovaires infères de certaines Campanulacées (KAPLAN, 190) et de certains Agaves (MOGENSEN, 225), mais selon PURI (266), seule, une étude histologique et cytologique du réceptacle floral pourrait apporter des preuves convaincantes.

- Théorie axile (PAYER, 256, SACHS, 274, TRECUL, 294, 295, 296, 297, 298, DUCHARTRE, 110). La "paroi ovarienne" est formée par le réceptacle creusé en coupe sur le bord de laquelle sont insérés les carpelles comme les autres pièces de la fleur. D'ailleurs, PAYER (256), dans son traité d'Organo-génie comparée, avait conclu à propos des ovaires infères que "quelle que soit la nature des placentas, il demeure constant que l'ovaire infère se compose toujours d'une partie inférieure *axile* qui est creusée d'un plus ou moins grand nombre de trous, et d'une partie *appendiculaire* qui la recouvre". CHODAT (57), favorable à ce point de vue, pense que "l'ovaire infère serait une tige déviée de sa fonction habituelle et fonctionnant comme paroi ovarienne et gynophore". BUGNON (45, 46) qui interprète également la "paroi ovarienne" comme une cupule axile rejette la théorie de la concrescence congénitale qu'il trouve "hypothétique par nature" et à laquelle il ne croit pas malgré les observations de BUCHET (43). GOEBEL (156), GREGOIRE (159) sont également partisans de la théorie axile. Plus tard, LEROY (202, 203, 204) à propos des Juglandacées, Th. GUENOT (162) pour le *Samolus Valerandi* L. (Primulacées), BERSILLON (31) pour l'*Eschscholtzia californica* Cham. (Papavéracées) sont, eux aussi, de farouches défenseurs de la nature réceptaculaire de l'ovaire infère.

- Une troisième théorie attribue une origine mixte à la "paroi ovarienne". Le réceptacle, creusé en coupe, se soude étroitement à la région basale des carpelles. Cette interprétation fut défendue par GRAVIS (158) chez le Poirier, certaines Ombellifères, DECAISNE (92) chez le Poirier, TROLL (301) chez les Rosacées-Pomacées, les Liliacées, l'*Iris*.

Nos observations concernant les phénomènes tératologiques intéressant le gynécée du *Begonia tuberhybrida* nous conduisent à adopter la théorie *appendiculaire* qui nous semble la seule valable pour expliquer la constitution de la fleur femelle de cette plante. L'étude de la course des faisceaux montre que tous les faisceaux libéroligneux du réceptacle floral se prolongent dans la

paroi complexe du gynécée et divergent au sommet vers les pièces périnthaires et les styles stigmatifères; il n'existe aucune trace de faisceaux récurrents, destinés aux ovules, comme le cas se produit dans certains ovaires de "nature réceptaculaire" (190). Nos observations s'accordent avec celles de GAUTHIER (137) concernant des Bégonias appartenant à des sections différentes (le *Begonia Dregei* Otto et Dietr., le *Begonia socotrana* Hook., le *Begonia octopetala* L'Her., le *Begonia Feastii* Hort., le *Begonia fuchsioides* Hook.), avec celles qui se rapportent aux ovaires infères du *Downingia bacigalupii* [Campanulacées] (KAPLAN, 190) et de l'*Agave parryi* (MOGENSEN, 225); nous réfutons les affirmations de BUGNON (44, 47) et de E. SAUNDERS (277, 278, 279) concernant le gynécée des Bégoniacées, sur lesquelles nous ne nous étendrons pas puisqu'elles ont été critiquées avec beaucoup d'objectivité par GAUTHIER (137); nous dirons seulement que E. SAUNDERS, convaincue de la nature foliaire des ovaires du *Begonia*, interprète les ailes comme des expansions latérales tournées vers l'extérieur de trois carpelles semi-solides; appliquant sa théorie du polymorphisme carpellaire, elle décrit alors le gynécée des Bégoniacées comme constitué d'un verticille de carpelles valvaires stériles alternant avec des carpelles semi-solides, les placentas correspondent à une expansion en forme d'écusson issue de la nervure médiane, les stigmates seraient commissuraux et dériveraient de deux carpelles adjacents. Il faut remarquer que cet auteur ignore totalement la présence du faisceau dorsal médian (dm) parcourant l'arête de l'aile, mis en évidence par HALL (171) quelques années plus tard et qui permet à ce dernier de rejeter la théorie du polymorphisme carpellaire; selon lui, les stigmates du *Begonia* (comme ceux du *Drosera*) reçoivent normalement leur vascularisation de ce même faisceau; en outre, nous avons montré que les styles et les stigmates reçoivent, non seulement les ramifications du faisceau dorsal médian, mais aussi celles des autres faisceaux du carpelle correspondant, ce qui démontre bien que le stigmate correspond non pas à deux carpelles adjacents comme le voulait E. SAUNDERS, mais à un seul et même carpelle.

Nous avons montré que dans la fleur normale du *Begonia*, pièces périnthaires et carpellaires sont adnées par leur base en formant un tube parcouru par un système vasculaire d'origine variée (3 dm, 3 li, 6 le) divergeant dans leur région supérieure au point d'individualisation des styles. La variabilité de ce niveau de divergence, correspondant en réalité à l'individualisation plus ou moins prématurée des pièces périnthaires, détermine la formation d'ovaires semi-infères (type *Hillebrandia*) ou même supères du type de ceux que nous avons décrits (p. 113 à 117). L'observation d'un très grand nombre de gynécées nous

a montré que la désolidarisation des faisceaux libéro-ligneux annonçant le détachement des pièces périanthaires se produisait sans former de "noeud" contrairement à ce qu'affirmait BUGNON (44, 47).

La présence d'ovaires semi-infères et supères a déjà été signalée par IRMSCHER (187) chez le *Begonia*; elle a été également décrite chez des fleurs monstrueuses du *Cichorium Intybus* par BEKETOFF (28). Ces formes carpellaires tératologiques illustrent encore l'hypothèse de GAUTHIER et de ses collaborateurs (140) qui pensent que, chez les Bégoniacées, il existerait une fleur primitive hypothétique dans laquelle l'ovaire était supère, *Hillebrandia* représentant une condition intermédiaire entre ce type et l'ovaire infère du *Begonia* actuel; ajoutons que dans cette fleur hypothétique, l'ovaire était supposé entièrement ouvert au sommet.

Notre étude semble apporter la démonstration expérimentale de la validité de l'hypothèse émise par GAUTHIER (137, 138). En effet, à partir du *Begonia* actuel, caractérisé par son ovaire infère, nous avons montré qu'il est possible de faire apparaître ou bien la forme ancestrale hypothétique avec des ovaires supères, ou bien la forme intermédiaire qui existe encore actuellement chez l'*Hillebrandia*. Cette observation met en évidence la grande valeur des techniques utilisées par la morphologie et la tératologie expérimentales puisqu'elles permettent, en quelque sorte, une étude expérimentale de la phylogenèse; nous avons déjà attiré l'attention sur ce point à propos des feuilles lobées et composées induites chez le *Begonia* (p. 133).

Un autre caractère ancestral est encore représenté par les cas de gymnospermie que nous avons signalés. Cette présence d'ovules nus au sommet du gynécée est due à une prolifération des placentas provoquant la séparation des marges ovariennes; là encore, nous sommes en présence non seulement de l'ovaire incomplètement clos de l'*Hillebrandia*, mais encore de l'ovaire entièrement ouvert au sommet de la fleur hypothétique imaginée par GAUTHIER (138, 140).

B.- VALEUR MORPHOLOGIQUE DU CARPELLE DU *BEGONIA*

L'observation attentive de la vascularisation d'un carpelle nous a permis d'affirmer sa nature foliaire; d'une part, la nervation d'une feuille végétative est homologue de celle d'un carpelle ouvert, la nervure médiane de la feuille correspondant à la nervure dm de la paroi ovarienne (celle qui parcourt l'arête de l'aile et participe à l'irrigation des styles et des stigmates); d'autre part, la pétalisation fréquente des styles et des stigmates communique à la pièce femelle l'aspect d'un pétale ovulifère et nous avons

montré nettement l'homologie qui existe entre le pétale et la feuille de feuillage (p.92 à 94).

Ainsi ,nos résultats fournissent une nouvelle preuve expérimentale de la validité de la théorie émise ou défendue par divers auteurs parmi lesquels nous citerons VAN TIEGHEM (306), EAMES (119), HUNT (185), TROLL (300), OZENDA (252), CHADEFAUD (54) , FROMANTIN (133) ; en effet , l'homologie *pièce florale* (et en particulier *carpelle*) -*feuille végétative* avait déjà été démontrée à plusieurs reprises chez diverses ANGIOSPERMES sous l'influence de techniques expérimentales variées ; nous citerons les travaux concernant la Saponaire (11 , 82 , 19), le *Primula obconica* (18, 19, 83), le *Cleome spinosa* (19, 14, 15), le *Troapeolum majus* (87, 11, 82) à propos de laquelle M. ASTIE (11) avait fait l'observation suivante: "le carpelle normal ... est en réalité représenté par le limbe d'une feuille peltée dans laquelle la croissance du pétiote a été inhibée vraisemblablement sous l'influence des hormones sexuelles".

C.- VARIATION DU NOMBRE DES CARPELLES

Nous avons décrit des gynécées dont le nombre des carpelles était inférieur (méiomérie) ou supérieur (pléiomérie) à trois.

1.- Gynécées méiomères

Ces gynécées sont bicarpellés et leur vascularisation est cependant la même que celle des gynécées tricarpeles normaux. Il faut remarquer que ces gynécées dimères sont comparables à celui qui constitue la fleur femelle du *Begonia triflora* Irmscher, espèce gabonaise décrite par HALLÉ (172).

Le phénomène de méiomérie a souvent été provoqué expérimentalement par des traitements chimiques chez le *Saponaria officinalis*, le *Tradescantia Zebrina* (11), l'*Euphorbia Lathyris*, l'*Euphorbia marginata* (71). Nous retrouvons donc chez le Bégonia la dimérie originelle des pièces du périanthe.

2.- Gynécées pléiomères

Le nombre des carpelles peut varier de trois (type normal) à onze: c'est le phénomène de pléiocarpie dont nous distinguerons deux types.

A.- PLEIOCARPIE SUPPLEMENTAIRE

Le nombre de carpelles est supérieur à celui des pièces du calice et de la corolle. Nous avons observé des gynécées tétramères et pentamères : le *Begonia squamulosa* Hook.F. , espèce épiphyte camerouno-gabonaise (173) possède 4 carpelles , une autre Bégoniacée , l'*Hillebrandia sandwicensis* en possède 5 . Nous avons signalé aussi un gynécée de 11 carpelles disposés en étages successifs, morphose tératologique assez fréquente puisqu'elle a déjà été décrite chez des

fleurs femelles doubles de Bégonias tubéreux (112) , de l'*Iris Pseudacorus* (158) , chez le *Tulipa Gesneriana* (105) , dans les fleurs pleines du *Saponaria officinalis* et du *Delphinium* (80) ; le même type d'anomalie apparaît sous l'influence du 2-4-D chez le *Saponaria officinalis* (9, 11 , 80), l'*Euphorbia marginata* (71) et par perturbation de la photopériode chez le *Bryophyllum Daigremontianum* (11 , 80) où le gynécée primitivement tétramère peut être composé de 5 à 7 carpelles disposés sur un unique verticille , ou de 9 ou 10 carpelles disposés sur deux verticilles .

B.-PLEIOCARPIE PAR ADNATION AUX CARPELLES DE PIECES PETALOIDES OVULIFERES OU STIGMATIFERES

Chez le *Begonia tuberhybrida* , nous avons décrit deux gynécées auxquels sont adnés un pétale ovulifère chez le premier , 5 pétales stigmatifères chez le second ; ce dernier type de pléiocarpie est surtout fréquent dans les fleurs femelles dont les ovaires sont supères .

Nous parlerons encore , ici , des gynécées que nous avons rencontrés dans des fleurs femelles occupant la place de fleurs mâles et de ceux des fleurs hermaphrodites (chez ces dernières , la pléiocarpie se produit par modification des étamines en carpelles ou en pièces hermaphrodites . GRIS (160) remarque dans une fleur du *Macleya* un ovaire supplémentaire adné sur l'une des faces de l'ovaire normal et qui provient d'une étamine transformée ; VUILLEMIN (313) montre que ce phénomène est très répandu chez le *Carica Papaya* , le *Magnolia fuscata* Andr. , le *Nigella Damascena* et le désigne sous le nom de "carpellomanie" après avoir observé une fleur du *Papaver somniferum* où toutes les pièces florales avaient été transformées . M.ASTIÉ a provoqué expérimentalement cette pléiocarpie chez le *Saponaria officinalis* (9 , 11 , 80), le *Reseda odorata* , le *Bryophyllum Daigremontianum* (9 , 80) .

D.- GYNECEES PROLIFERES

Nous avons décrit des gynécées dans lesquels un axe émerge entre les styles et porte des appendices variés, stériles ou fertiles: ce sont des gynécées dans lesquels s'est développé l'apicule (terme dû à VUILLEMIN (313) pour désigner "l'axe floral" qui "s'accroît avec excès, s'allonge et dépasse la limite de son développement habituel"). Ces phénomènes très particuliers de prolifération ont attiré l'attention de nombreux Botanistes; nous ne reviendrons pas sur leurs travaux dont une mise au point très détaillée a été réalisée par M.ASTIÉ (11) à la suite de ses recherches sur la Saponaire .

L'axe floral qui a repris sa croissance porte soit des pièces pétaloïdes

stériles ou à caractères femelles, soit des pétales vrais, des pétales ovulifères et stigmatifères et des étamines assemblés en une petite fleur hermaphrodite mais de structure aberrante, le groupe staminal étant apical. Nous avons aussi décrit une fleur dans laquelle l'apicule porte des appendices analogues à de petits styles stigmatifères, c'est-à-dire des carpelles très rudimentaires. Ces proliférations peuvent être classées dans le groupe des proliférations médianes floripares de MOQUIN-TANDON (242) ou des proliférations médianes endocarpiques de GODRON (153 , 154) chez lesquelles il distinguait trois types selon que " l'ovaire ne montre aucune modification extérieure ", est " métamorphosé en calice " ou que " l'ovaire est représenté par des feuilles de feuillage " ; nous classerons les gynécées prolifères du *Begonia tuberhybrida* dans la première catégorie de GODRON puisqu'ils n'ont pas été déformés par le développement de l'apicule .

Ces proliférations ont été très souvent décrites chez de nombreuses plantes : certaines Crucifères (264) , l'*Antirrhinum majus* L. (113) , le *Punica granatum* L. (110) , les fleurs pleines du *Ranunculus* , du *Paeonia* , du *Delphinium* , du *Petunia* , du *Dianthus* , du *Citrus* , du *Papaver* , du *Primula* (313) . Plus récemment , A.MARONNY-DEGOUST (217) montre que l'*Hibiscus syriacus* réunit les principaux types de proliférations décrites par les tératologistes et signale des surfleurs montrant une tendance à la dichotomie de l'apicule . G.DEBRAUX et GAVAUDAN (86) dressent une liste de plantes donnant naissance à des surfleurs de constitution variable et montrent qu'elles possèdent parfois une organisation souvent comparable à celle de la fleur mère qui les renferme . R.PHELOUZAT (258) signale une Poire prolifère , analysée par PLANTEFOL (263) , qui présentait plusieurs niveaux de développement sur lesquels s'inséraient des sépales . M.ASTIE (11) a également décrit des surfleurs extrêmement complexes , renfermant elles-mêmes des petites fleurs chez le *Saponaria officinalis* var. *flore pleno* .

De telles anomalies ont pu encore être provoquées par divers facteurs :

- substances chimiques telles que le 2-4-D chez un *Althaea rosea* (86) , le *Digitalis purpurea* où la surfleur est réduite à 4 carpelles emboîtés les uns dans les autres (17 , 80) , l'*Euphorbia marginata* (71) ;

- parasitisme chez l'*Euphorbia Esula* portant les écidies d'une Rouille , l'*Uromyces pisi* , ou les larves d'un Diptère , le *Perrisia capsulae* (71) ;

- perturbation du rythme photopériodique chez l'*Impatiens Balsamina* (89 ; 90 , 91) .

Chez le *Begonia tuberhybrida* , nous avons vu que des fleurs unisexuées femelles peuvent donner naissance à des surfleurs hermaphrodites ; il y a donc réapparition du caractère mâle : sacs polliniques sur des pétales de position variable , étamines au sommet du réceptacle ; cette disposition aberrante des pièces reproductrices pourrait être l'indice de l'existence d'un gradient sexuel . En effet , au fur et à mesure que l'apicule s'accroît en longueur , c'est-à-dire au fur et à mesure que les pièces qu'il porte s'éloignent de la fleur mère , l'influence femelle diminue au profit de l'influence mâle qui prend alors de plus en plus d'importance puisque le centre de la surfleur est occupé par des étamines . Il est intéressant de faire remarquer que des fleurs uniquement femelles peuvent donner naissance à des surfleurs renfermant des staminodes fertiles et des étamines . Il existe donc bien chez les fleurs unisexuées un état bisexué qui ne se manifeste que sous l'action de facteurs externes comme la lumière par exemple . D'autre part , la surfleur est constituée d'un certain nombre de pièces intermédiaires entre pétale et étamine entre pétale et carpelle ; on y observe même un mélange des sexes ; ces formations mettent une fois de plus en évidence le fait que le réceptacle floral ne peut pas être constitué de territoires concentriques bien distincts selon l'hypothèse émise par PLANTEFOL (260) et défendue plus tard par MILLET et BAILLAUD (224) .

Comme nous le pensons pour les gynécées pléiocarpes , la production de surfleurs peut s'expliquer par une lutte entre les influences végétatives et sexualisantes . La lumière en excès a permis une reprise de l'activité de l'apex végétatif et a donné naissance à une ou deux surfleurs hermaphrodites . Ces phénomènes confirment les hypothèses de GAUSSEN (136) selon lesquelles "l'éta évolutif d'un organe est la résultante de deux actions inverses de type hormonal . L'une : l'influence sexuelle représente la tendance ancestrale , l'autre l'influence végétative représente la tendance évolutive " . D'autre part , ces modifications tératologiques fournissent des arguments favorables aux conceptions de G.DEBRAUX et de GAVAUDAN (86) selon lesquelles les hormones sexuelle chez le végétal seraient responsables des phénomènes " de condensation et de soudure de pièces qui conduisent à l'établissement de ce bourgeon raccourci qu'est la fleur " . Ce sont les facteurs externes quels qu'ils soient qui viennent perturber ces hormones dont le résultat "est l'aboutissement d'un compromis entre les formes végétatives et sexuelles" (11).

V.- VARIATIONS DES OVULES

Nous avons décrit la transformation des ovules en pétales ou en carpelles ouverts stériles ou fertiles . Ces morphoses tératologiques , signalées par VUILLEMIN (311) chez le *Begonia erecta* variété à fleurs jaunes issue du *Begonia Pearcei* , ont été également décrites par un certain nombre de morphologistes : BRONGNIART (41.) chez le *Delphinium elatum* et le *Brassica Napus* , CRAMER (73) et LE MONNIER (201) chez plusieurs ANGIOSPERMES , BEKETOFF (28) chez le *Cichorium Intybus* L. , BEGUINOT (27) chez l'*Erucastrum nasturtiaefolium* (Poir.) O.E.Schulz . CHADEFAUD (53) donne des exemples d'ovules transformés en feuilles chez le *Trifolium repens* et l'*Alliaria officinalis* . Plus récemment , nous avons décrit des transformations analogues , spontanées ou induites expérimentalement chez quelques DICOTYLEDONES (20) .

La valeur morphologique de l'ovule a soulevé de nombreuses controverses mais la plupart des chercheurs (41 , 73 , 314 , 308 , 309 , 53)admettent sa nature foliaire , théorie qui nous semble confirmée par nos observations ; en effet , nous avons montré que,chez le *Begonia*,la feuille carpellaire pouvait se métamériser , chaque métamère étant susceptible de se transformer en ovule , en pièce pétaloïde ou même en carpelle stérile ou fertile .

6-1025	6-1026	6-1027	6-1028	6-1029	6-1030	6-1031	6-1032	6-1033	6-1034	6-1035	6-1036	6-1037	6-1038	6-1039	6-1040	6-1041	6-1042	6-1043	6-1044	6-1045	6-1046	6-1047	6-1048	6-1049	6-1050	6-1051	6-1052	6-1053	6-1054	6-1055	6-1056	6-1057	6-1058	6-1059	6-1060	6-1061	6-1062	6-1063	6-1064	6-1065	6-1066	6-1067	6-1068	6-1069	6-1070	6-1071	6-1072	6-1073	6-1074	6-1075	6-1076	6-1077	6-1078	6-1079	6-1080	6-1081	6-1082	6-1083	6-1084	6-1085	6-1086	6-1087	6-1088	6-1089	6-1090	6-1091	6-1092	6-1093	6-1094	6-1095	6-1096	6-1097	6-1098	6-1099	6-1100	6-1101	6-1102	6-1103	6-1104	6-1105	6-1106	6-1107	6-1108	6-1109	6-1110	6-1111	6-1112	6-1113	6-1114	6-1115	6-1116	6-1117	6-1118	6-1119	6-1120	6-1121	6-1122	6-1123	6-1124	6-1125	6-1126	6-1127	6-1128	6-1129	6-1130	6-1131	6-1132	6-1133	6-1134	6-1135	6-1136	6-1137	6-1138	6-1139	6-1140	6-1141	6-1142	6-1143	6-1144	6-1145	6-1146	6-1147	6-1148	6-1149	6-1150	6-1151	6-1152	6-1153	6-1154	6-1155	6-1156	6-1157	6-1158	6-1159	6-1160	6-1161	6-1162	6-1163	6-1164	6-1165	6-1166	6-1167	6-1168	6-1169	6-1170	6-1171	6-1172	6-1173	6-1174	6-1175	6-1176	6-1177	6-1178	6-1179	6-1180	6-1181	6-1182	6-1183	6-1184	6-1185	6-1186	6-1187	6-1188	6-1189	6-1190	6-1191	6-1192	6-1193	6-1194	6-1195	6-1196	6-1197	6-1198	6-1199	6-1200	6-1201	6-1202	6-1203	6-1204	6-1205	6-1206	6-1207	6-1208	6-1209	6-1210	6-1211	6-1212	6-1213	6-1214	6-1215	6-1216	6-1217	6-1218	6-1219	6-1220	6-1221	6-1222	6-1223	6-1224	6-1225	6-1226	6-1227	6-1228	6-1229	6-1230	6-1231	6-1232	6-1233	6-1234	6-1235	6-1236	6-1237	6-1238	6-1239	6-1240	6-1241	6-1242	6-1243	6-1244	6-1245	6-1246	6-1247	6-1248	6-1249	6-1250	6-1251	6-1252	6-1253	6-1254	6-1255	6-1256	6-1257	6-1258	6-1259	6-1260	6-1261	6-1262	6-1263	6-1264	6-1265	6-1266	6-1267	6-1268	6-1269	6-1270	6-1271	6-1272	6-1273	6-1274	6-1275	6-1276	6-1277	6-1278	6-1279	6-1280	6-1281	6-1282	6-1283	6-1284	6-1285	6-1286	6-1287	6-1288	6-1289	6-1290	6-1291	6-1292	6-1293	6-1294	6-1295	6-1296	6-1297	6-1298	6-1299	6-1300	6-1301	6-1302	6-1303	6-1304	6-1305	6-1306	6-1307	6-1308	6-1309	6-1310	6-1311	6-1312	6-1313	6-1314	6-1315	6-1316	6-1317	6-1318	6-1319	6-1320	6-1321	6-1322	6-1323	6-1324	6-1325	6-1326	6-1327	6-1328	6-1329	6-1330	6-1331	6-1332	6-1333	6-1334	6-1335	6-1336	6-1337	6-1338	6-1339	6-1340	6-1341	6-1342	6-1343	6-1344	6-1345	6-1346	6-1347	6-1348	6-1349	6-1350	6-1351	6-1352	6-1353	6-1354	6-1355	6-1356	6-1357	6-1358	6-1359	6-1360	6-1361	6-1362	6-1363	6-1364	6-136
--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	-------

C I N Q U I E M E P A R T I E

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons obtenu chez le *Begonia tuberhybrida* les résultats généraux suivants .

1.- Les morphoses spontanées ou induites par la lumière sont comparables aux morphoses provoquées par d'autres méthodes de la Tératologie expérimentale (action de substances chimiques , traumatismes , perturbations de la photopériode ou de la thermopériode) ou par le parasitisme animal ou végétal ; elles représentent , le plus souvent des phénocopies de caractères existant chez d'autres espèces , d'autres genres ou même d'autres familles de position systématique parfois assez éloignée .

2.- Les feuilles tendent à se lobier , à se métamériser c'est-à-dire à reprendre un caractère ancestral de "système ramifié", résultat confirmant la théorie d'EMBERGER .

3.- A côté de l'inflorescence dichasiale simple , nous avons décrit des termes de transition entre la fleur solitaire et une inflorescence composée telle que le pléiochasium qui caractérise certains Bégonias appartenant à des sections différentes .

4.- Toutes les pièces florales sont homologues. Les formes de transition entre pièces périanthaires et étamines démontrent l'origine staminale de la corolle. D'autre part, les phénomènes d'intersexualité permettent de mettre en évidence les homologues qui existent entre étamine et carpelle, entre sac pollinique et masse ovulifère.

5.- La vascularisation de l'étamine du *Begonia* montre que cette pièce est un organe primitif , homologue d'une feuille diplophylle dont les lames dorsale et ventrale portent chacune un sac pollinique en position marginale .

6.- Le carpelle est aussi l'homologue d'une feuille diplophylle dont la lame ventrale porte des ovules sur ses marges repliées .

INDEX ALPHABETIQUE DES NOMS BOTANIQUES

- Acanthacées, 137.
Acer, 132.
Acer pseudoplatanus, 52.
Aceris fructu herba anomala, 6.
Achariacées, 20.
Actinidiacées, 20.
Agave, 154.
Agave parryi, 155.
Alliaria officinalis, 161.
Allium affsubhirsutum, 152.
Althaea rosea, 130, 152, 159.
Alyssum maritimum, 138.
Amaranthacées, 136.
Ancistrocladacées, 19, 20.
Anemone, 146.
ANGIOSPERMES, 28, 141, 161.
Anthocleista djallonensis, 131.
Antirrhinum, 147.
Antirrhinum majus, 140, 159.
Aquilegia vulgaris var. *corniculota*, 148.
Aracées, 148.
ARALES, 20.
Araliacées, 128.
Argomuellera, 143.
Aristoloches, 19.
Aristolochiacées, 21.
ARISTOLOCHIALES, 20.
ARISTOLOCHINEES, 21.
Azalea indica, 147.
Bauhinia, 132.
Bauhiniées, 132.
Bégonia, 6, 7, 8, 12, 13, 14, 125, 129, 130, 132, 136, 143, 144, 148, 150, 153, 155, 156, 157, 162.
Begonia, 2, 5, 6, 9, 13, 14, 22, 23, 28, 31, 44, 61, 64, 73, 107, 108, 129, 133, 139, 142, 145, 155, 156, 161, 162.
Begonia acerifolia, 132.
Begonia aconitifolia, 132.
Begonia acuminata, 6.
Begonia acutifolia, 6, 132.
Begonia Bertinii, 9.
Begonia bicolor, 9.
Begonia boliviensis, 8, 9, 14, 139, 143.
Begonia Bowringiana, 8.
Begonia carolinaefolia, 127, 128, 132.
Begonia cathayana, 8, 14, 136, 143, 148.
Begonia Charles Chevalier, 14.
Begonia cheimantha, 150.
Begonia corzoensis, 129.
Begonia crateris, 129.
Begonia crispa, 9.
Begonia Davisii, 9.
Begonia decora, 7, 8.
Begonia Dregei, 7, 10, 14, 132, 155.
Begonia erecta, 9, 161.
Begonia erecta cristata, 9.
Begonia erythrophylla, 8.
Begonia Evansiana, 6, 8.
Begonia falciloba, 132.
Begonia à fleurs de Chrysanthème, 9.
Begonia Feastii, 8, 155.
Begonia ferramica, 129.

- Begonia fimbriata*, 9.
Begonia flore rosea orbiculare, 6.
Begonia floribunda, 10.
Begonia floribunda alba, 9.
Begonia frigida, 149.
Begonia fuchsioides, 10, 155.
Begonia Gaston Malet, 148.
Begonia Gloire de Lorraine, 10, 14, 150.
Begonia Gloire de Sceaux, 11, 14.
Begonia goegoensis, 129.
Begonia gracilis, 10.
Begonia grandiflora, 10.
Begonia Griffithii, 7.
Begonia Hélène Uhder, 132.
Begonia heracleifolia, 8, 132, 133.
Begonia hiemalis hybrida, 11.
Begonia incana, 28.
Begonia incarnata, 8.
Begonia Ingramii, 8.
Begonia John Heal, 11.
Begonia Louise Closon,⁺ 8.
Begonia Lynchiana, 140.
Begonia macrophylla, 28.
Begonia malabarica^a, 6.
Begonia maxima, 1, 6, 24.
Begonia multiflora, 10.
Begonia muricata, 133.
Begonia nana compacta floribunda, 9.
Begonia nelumbiifolia, 6, 129.
Begonia nitida, 14.
Begonia octopetala, 155.
Begonia olbia, 132.
Begonia paulensis, 129.
Begonia Pearcei, 9, 139, 143, 161.
Begonia philodendroides, 132.
Begonia phyllomaniaca, 8.
Begonia picta marmorata, 9.
Begonia platanifolia, 6, 132.
Begonia Plumieri, 6.
Begonia Prince de Liège, 14.
Begonia purpurea maxima folio aurito, 6.
Begonia Rajah, 7.
Begonia Rex, 8, 14.
Begonia Richardsiana, 7.
Begonia ricinifolia, 8, 28, 132.
Begonia robusta, 8.
Begonia rosaeiflora, 9.
Begonia rosaeiflore acutioribus et late cre-
natis, 6.
Begonia rosea grandiflora, 9.
Begonia rotundifolia, 6.
Begonia rubrovenia, 8.
Begonia schmidtiana, 10.
Begonia sciadophora, 129.
Begonia semperflorens, 10, 14, 21, 33, 127, 128, 130, 136, 140.
Begonia semperflorens "Aigrette", 141, 150.
Begonia semperflorens atropurpurea compac-
ta, 10.
Begonia semperflorens coccinea, 10.
Begonia semperflorens var. gigantea, 140, 149.
Begonia semperflorens gracilis, 10, 14, 127, 136, 137.
Begonia semperflorens rosea, 10.
Begonia semperflorens Sturzii, 10.
Begonia semperflorens Vernon, 150.
Begonia sinensis, 6.
Begonia socotrana, 10, 11, 14, 24, 129, 155.
Begonia splendida, 8.

- Begonia splendida*, 8.
Begonia squamulosa, 157.
Begonia suaveolens, 6.
Begonia subpeltata, 8, 11, 14.
Begonia Thwaitesii, 8.
Begonia triflora, 129, 157.
Bégonias tubéreux, 1, 6, 8, 9, 10,
11, 14, 19, 23, 24, 141, 143,
147, 148, 150, 158.
Begonia tuberhybrida, 1, 5, 9, 10,
14, 19, 23, 25, 61, 68, 91,
107, 125, 127, 128, 129, 130,
131, 132, 133, 134, 135, 136,
137, 140, 141, 142, 143, 144,
145, 147, 149, 150, 151, 152,
153, 154, 158, 159, 160, 162,
163.
Begonia tuberhybrida gigantea, 1.
Begonia tuberhybrida gigantea
crispa, 23.
Begonia tuberhybrida gigantea
crispa marginata, 23.
Begonia tuberhybrida gigantea
cristata, 23.
Begonia tuberhybrida gigantea
duplex, 23, 24.
Begonia tuberhybrida gigantea
fimbriata, 23.
Begonia tuberhybrida gigantea
simplex, 23, 24.
Begonia tuberhybrida maxima, 10,
24, 91.
Begonia tuberhybrida multiflo-
ra, 10.
Begonia tuberhybrida pendula, 23.
Begonia tuberosa, 6.
Begonia umbraculifera, 149.
Begonia vitichotoma, 133, 134.
Begonia xanthina, 8.
Bégoniacées, 19, 20, 21, 138, 139, 140,
149, 155, 156, 157, 163.
Bégonias multiflores, 11, 23.
variété Ami Jean Bard, 24.
Gent's Juweeltje, 24.
La Madelon, 24.
Mme Hélène Harms, 24.
Mme Richard Galle, 24.
Splendeur des Tuileries, 24.
Wilhelm Eysser, 24.
Begoniella, 22.
Bégoniinéés, 21.
Bellis perennis, 140, 148.
Bergenia cordifolia, 130, 131, 132.
Bixacées, 20.
Boraginacées, 136.
Brassica Napus, 152, 161.
Brassica oleracea, 130, 134.
Bryone, 21.
Bryophyllum Doigremontianum, 138, 140, 143,
144, 158.
Cactacées, 147.
Caltha, 144.
Caltha dionaeifolia, 131.
Caltha palustris, 142.
Calycanthacées, 147.
Calycanthus, 154.
CALYCIFLORAE, 19.
CALYCIFLORES, 19.
Camelia, 12, 140.
Camellia, 147.
Campanula rapunculoides, 132.
Campanulacées, 154, 155.
Campanule, 146.
Canna, 141.

Cannabis sativa, 143, 149, 150.
Capsella Bursa pastoris, 151.
Capsicum annuum var. *cayennense*,
140.
Cardamine hirsuta, 151.
Cardamine pratensis, 151.
Carex, 148.
Carica papaya, 149, 158.
Caricacées, 20.
Carotte, 140.
Carpinus Betulus, 130.
Caryocaryacées, 20.
Caryophyllacées, 150.
Casparya, 22.
Chaenomeles, 137.
Chanvre, 149.
Cheiranthus cheiri, 130, 138,
143, 147.
Chelidonium majus, 140, 148.
Chénopodiacées, 136.
Chou-fleur, 130.
Chou-Milan, 130.
Cichorium Intybus, 156, 161.
Cistacées, 20.
Citrus, 159.
Cleome spinosa, 113, 132, 134,
138, 140, 151, 157.
Clematis, 146.
Clematis florida, 147.
Clusia, 149.
Cochlospermacées, 20.
Composées, 152.
Cornacées, 137.
Coudrier, 130.
Crocus, 143.
Crucifères, 21, 131, 138, 152,
159.

Cucumis sativus, 149, 150.
Cucurbitacées, 19, 21.
Cupulifères, 28.
CYTINALES, 21.
Datiscacées, 19, 20, 21.
Datura, 147.
Daucus, 153.
Dégénériacées, 139.
Delphinium, 143, 159.
Delphinium elatum, 149, 161.
Dianthus, 159.
Diclytra repens, 137.
DICOTYLEDONES 131, 141, 161.
Didymopanax morototoni, 128.
Digitalis purpurea, 140, 159.
Dilléniacées, 20.
Dioncophyllacées, 20.
Dipoclinium, 22.
Dipsacus sylvestris, 151.
Diptérocarpacées, 20.
Downingia bacigalupii, 155.
Drosera, 155.
Droséracées, 20.
Elatinacées, 20.
Empetrum acetosum, 6.
Epinard, 130.
ERICALES, 20.
Erucastrum nasturtiaefolium, 161.
Eschscholtzia californica, 154.
Eucryphiacées, 20.
Eupetalum, 22.
Euphorbia Cyparissias, 137.
Euphorbia Esula, 137, 151, 159.
Euphorbia Lathyris, 132, 134, 157.
Euphorbia marginata, 130, 132, 134, 137,
143, 157, 158, 159.
Euphorbiacées, 19.

- Ficus Krischnae*, 130.
Flacourtiacées, 19, 20.
Forskholées, 137.
Fougères, 28.
Fouquiériacées, 20.
Fraisier, 147.
Fragaria vesca, 130, 152.
Frankéniacées, 20.
Gentiana, 147.
Gentiane, 146.
Gesnériacées, 136.
Geum, 133.
Gleditschia triacanthos, 152.
GUTTIFERES, 20.
GYMNOCARPAE, 22.
Helleborus foetidus, 143.
Heracleum spondylium, 130.
Hibiscus syriacus, 159.
Hillebrandia, 21, 44, 107, 155,
156, 163.
Hillebrandia sandwicensis, 98,
139, 140, 141, 149, 155, 157.
Hortensia, 132, 146.
Hypericum, 147.
Impatiens Balsamina, 140, 151, 159.
Iris, 154.
Iris Pseudacorus, 158.
Jasmin, 146.
Joubarbe, 143.
Juglandacées, 133, 154.
Kalanchoe Blossfeldiana, 138.
Knautia arvensis, 140.
Labiées, 136, 146.
Lacistémacées, 20.
Lactuca sativa, 130.
Lilas, 146.
Liliacées, 146, 154.
Lilium auratum, 147.
Lilium candidum, 152.
Lilium elegans, 147.
Lilium Martagon, 147.
Lilium tigrinum, 140, 147.
Linaria elatine, 152.
Linum usitatissimum, 130.
Liquidambar styraciflua, 153.
Liriodendron, 147.
Loasacées, 19, 20, 21.
LOASALES, 19.
Loganiacées, 131.
Lonicera japonica, 132.
Luxemburgiacées, 20.
Lythrum Salicaria, 152.
Macleya, 143, 158.
Magnolia, 147.
Magnolia fuscata, 149, 158.
Magnoliacées, 139.
Mais, 130.
Malsherbiacées, 19, 20.
Malva, 147.
Malva moschata, 132.
Malvacées, 147.
Marcgraviacées, 20.
Matricaria inodora, 140.
Médusagynacées, 20.
Melaleuca, 147.
Mentha rotundifolia, 137, 138.
Mercuriale, 149.
Mercurialis annua, 143, 149.
Merremia angustifolia, 151, 152.
Mezierea, 22.
MONOCOTYLEDONES, 20.
Moracées, 137.
Moutarde, 153.
Myosurus, 147.

- MYRTALES, 20.
Narcissus pseudo-Narcissus, 143.
Nénuphar, 140.
Nepenthes, 129.
Nicotiana glutinosa, 138.
Nicotiana paniculata, 150.
Nicotiana rustica, 152.
Nigella Damascena, 158.
Nolana prostrata, 152.
Nymphaea, 147.
Nymphéacées, 139.
Ochnacées, 20.
Oeillet, 146.
Oenothera biennis, 140.
Oléacées, 137.
Ombellifères, 154.
Orme, 28.
Paeonia, 147, 159.
Papaver, 146, 159.
Papaver Rhoeas, 140, 148.
Papaver somniferum, 158.
Papavéracées, 154.
Papayacées, 19.
PARIETALES, 19, 20, 21.
Passifloracées, 19, 20, 132.
PASSIFLORALES, 21.
PASSIONALES, 19.
Pelargonium zonale, 136.
PEPONIFERAE, 19.
Persica vulgaris, 149.
Petunia, 159.
Petunia violacea, 140.
PHANEROGAMES, 148.
Phyllocactus crenatus, 130.
PIPERALES, 20.
Pivoine, 132.
Plantago lanceolata, 130, 137.
Plantago major, 137.
Plantago media, 130.
Plantain, 137, 140.
Poire, 159.
Poirier, 132, 147, 154.
POLYCARPIQUES, 20.
Polygonacées, 131, 138.
POLYPETALES, 19.
Pomacées, 154.
Portulacaria afra, 130.
Potentilla nepalensis, 152.
Primevère, 146.
Primula, 147, 159.
Primula Arendsii, 130.
Primula calycanthema, 146.
Primula elaticr, 130.
Primula obconica, 132, 133, 138, 140, 142, 144, 150, 151, 157.
Primula officinalis, 140, 148.
Primula vulgaris, 142.
Primulacées, 154.
Prunus, 148.
Punica granatum, 159.
Quiinacées, 20.
Radis, 153.
RANALES, 28, 139.
Ranunculus, 159.
Ranunculus arvensis, 159.
Renonculacées, 21, 131, 146.
Renoncule, 146.
Renouée, 146.
Reseda odorata, 143, 158.
Rhamnacées, 137.
Rhizobolacées, 20.
RHOEADALES, 20, 21.
Ricinus rutilans, 143, 149.
Rosa, 141, 146, 147, 152, 154.

BIBLIOGRAPHIE

- 1.-ARNAL (C.).-Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées . *Thèse Doct.Sc.nat.*,Dijon,1945,et *Bull.scientifique Bourgogne*,1941-1945,10,262pp.,fig..
- 2.-ARNAL (C.).-Remarques sur le déterminisme du sexe à propos d'une *Salix* androgyné .*Ann.Univ.Saraviensis*,1952,1,80-87.
- 3.-ARNAL (C.).-Gradients sexuels chez les Phanérogames.*Rapp.et Compt. Sém. Congr. intern.Bot.*,1954,sections 7 et 8,291-292.
- 4.-ARNAL (C.).-Réversions de l'inflorescence terminale de *Sinapis alba* L. provoquées par divers régimes photopériodiques .*C.R.Ac.Sc.Paris*,1966,262,1077-1080,1 pl..
- 5.-ARNAL (C.).-Action de la lumière sur la morphologie de l'inflorescence terminale de la Moutarde .*Mém.Soc.bot.Fr.*,1967,168-175.
- 6.-ARNAL (C.),BAGNARD (C.) et PETIOT (M-Th.).-Formations axillaires surnuméraires induites par la photopériode chez quelques Crucifères.*Mém.Soc.bot.Fr.*,1969,197-205.
- 7.-ASTIÉ (M.).-Sur quelques caractères tératologiques obtenus expérimentalement chez le fleur de *Saponaria officinalis* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1956,242,407-410,fig..
- 8.-ASTIÉ (M.).-Formation spontanée et expérimentale de staminodes chez *Saponaria officinalis* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1956,242,1352-1354,fig..
- 9.-ASTIÉ (M.).-Obtention expérimentale de fleurs pléiomères chez *Saponaria officinalis* L. par action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique .*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1957,245,2531-2533,fig..
- 10.-ASTIÉ (M.).-Morphoses tératologiques induites expérimentalement chez *Zehneria pendula* (*Tradescantia Zebrina*) sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique . *Bull.Soc.bot.Fr.*,1960,107,87-91,fig..
- 11.-ASTIÉ (M.).-Tératologie spontanée et expérimentale .Exemples .Applications à l'étude de quelques problèmes de biologie végétale .*Thèse Doct.Sc.nat.*,Rennes,1962, et *Ann.Sc.nat.*,1962,12ème Série,3,619-844,fig..
- 12.-ASTIÉ (M.).-Les inflorescences . Etude expérimentale . *Mem.Soc.bot.Fr.*,1964,135-139,fig..

- 13.-ASTIÉ (M.).-Fasciations florales obtenues expérimentalement chez *Oenothera biennis* .*Congrès de l'A.F.A.S.*,Tours,1965.
- 14.-ASTIÉ (M.).-Morphoses tératologiques induites expérimentalement chez le *Cleome spinosa* L.. *Mém.Soc.bot.Fr.* 1969,225.
- 15.-ASTIÉ (M.).-Réversions florales obtenues chez le *Cleome spinosa* L. sous l'influence d'une photopériode anormale .*Mém.Soc.bot.Fr.*,1971,30 pp. (à l'impression) .
- 16.-ASTIÉ (M.), COQUEN (C.), DEBRAUX (G.) et LECOCQ (M.).-Morphoses tératologiques et virescences florales induites expérimentalement chez quelques Angiospermes . *Mém.Soc.bot.Fr.*,1967,98-108,fig..
- 17.-ASTIÉ (M.) et DEBRAUX (G.).-Variations morphologiques induites expérimentalement dans la fleur de *Digitalis purpurea* sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique .*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1959,248,837-840,fig..
- 18.-ASTIÉ (M.) et DEBRAUX (G.).-Modifications de l'organisation florale induites expérimentalement chez le *Primula obconica* sous l'influence de perturbations du rythme photopériodique .*Congrès de l'A.F.A.S.*,Tours,1965.
- 19.-ASTIÉ (M.) , DEBRAUX (G.) , LECOCQ (M.) et SIMON (L.).-Virescences florales induites expérimentalement chez diverses Dicotylédones par des perturbations de la photopériode . *C.R. 92ème Congrès Soc.sav.*,1967,3,211-227, fig..
- 20.-ASTIÉ (M.) , DEBRAUX (G.) , LECOCQ (M.) et SIMON (L.).-Variations morphologiques de l'ovule induites expérimentalement chez quelques Angiospermes. *93ème Congrès Soc.sav.*,1968.
- 21.-ASTIÉ (M.) et LE BEC (M-Th.).- Quelques types d'inflorescences produits expérimentalement chez le *Saponaria officinalis* L. et l'*Euphorbia Peplus* L..*Bull.Soc.bot.Fr.*,1959,106,1-7,fig..
- 22.-ATSMON (D.) et GALUN (E.).-A morphogenetic study of staminate , pistillate and hermaphrodite flowers in *Cucumis sativus* L..*Phytomorphology*,1960,10, 110-115,fig..
- 23.-BAGNARD (C.).-Action morphogène de photopériodes successives sur le développement des rameaux axillaires de *Sinapis alba* L..*Mém.Soc.bot.Fr.*, 1970,222-232,fig..
- 24.-BAILEY (L.H.).-*Manuel of cultivated plants* .The Macmillan Company,New-York, 1948,693-700,fig..
- 25.-BAILLAUD (L.).-Foliarisation et nature du pistil chez *Trifolium repens* . *Bull.Soc.Hist.nat.Doubs*,1949,53,80.

- 26.-BAILLON (H.).- De quelques particularités que présentent les organes de la fécondation . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857, 4, 19-23.
- 27.-BEGUINOT (A.).-Anomalie fiorali e proliferazione in *Erucastrum nasturtiae-folium* (Poir.) O.E.Schulz. *Atti della Soc. dei Nat. Modena*, 1927, 5-6, fasc. 3, 167-170.
- 28.-BEKETOFF (A.).- Sur quelques monstruosités de la Chicorée . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1877, 24, 142-143.
- 29.-BENTHAM (G.) et HOOKER (J.D.).- *Genera Plantarum* . London, 1867, 841-844.
- 30.-BERNIER (G.) et DATH (M.T.).-A propos de quelques cas d'apparition de fleurs le long d'entre-noeuds végétatifs ou de feuilles le long de l'inflorescence chez *Sinapis alba* L.. *Rev.Cyt. et Biol.vég.*, 1962, 25, 241-252, fig..
- 31.-BERSILLON (G.).-Remarques sur la périgynie des fleurs d'*Escholtzia californica* Cham. (Papavéracées) . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1955, 240, 1131-1133, fig..
- 32.-BERTRAND (P.).- *Les Végétaux vasculaires . Introduction à l'étude de l'anatomie comparée* . Masson et Cie , Paris, 1947.
- 33.-BESSEY (C.E.).-Evolution and classification . *Bot.Gaz.*, 1893, 18, 329-332.
- 34.-BLARINGHEM (L.).-Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité . *Thèse Doct.Sc.nat.*, Paris, 1907.
- 35.-BLARINGHEM (L.).-Sur la duplication des fleurs de la Giroflée des murailles (*Cheiranthus Cheiri* L.) . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1935, 201, 5-8, fig..
- 36.-BLARINGHEM (L.).-Le problème des fleurs doubles . I. Cas du *Prunus avium* L. *fl.plena*. *Ann.Sc.nat.*, 1948, 11ème Série, 9, 291-303, fig..
- 37.-BOIS (D.).-Cas de pistillodie dans un *Bégonia* tubéreux à fleurs cristées et dans le *Begonia semperflorens* "Aigrette" . *Journ.Soc.Hort.Fr.*, 1899.
- 38.-BONNIER (G.).-Observations sur la situation morphologique des sacs polliniques chez l'*Helleborus foetidus* . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1879, 26, 139-140,
- 39.-BORDAGE (E.).-Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Payer commun . *C.R.Soc.Biol.*, 1898, 5, 10ème Série, 708-710.
- 40.-BOUREAU (E.).- *Anatomie végétale* . P.U.F., Paris, 1954.
- 41.-BRONGNIART (A.).-Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules . *Ann.Sc.nat.*, 1844, 2, 20-32, fig..
- 42.-BRONGNIART (A.).-Sur quelques cas de transformation des étamines en carpelles . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1861, 8, 454-455.
- 43.-BUCHET (S.).-La concrescence congénitale n'est pas une vue de l'esprit . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1928, 75, 733-740.

- 44.-BUGNON (P.).-Valeur morphologique de l'ovaire infère chez les Bégonias .
Bull.Soc.Linn.Normandie, 1926,9, 7-25.
- 45.-BUGNON (P.).-Les bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1928,75, 25-33.
- 46.-BUGNON (P.).-La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable .*Bull.Soc.bot.Fr.* 1928,75, 740-750.
- 47.-BUGNON (P.) et BUGNON (F.).-La paroi de l'ovaire infère des Bégonias est-elle de nature axile ou appendiculaire ? *Bull.Soc.scient.Bourgogne*, 1952-1953,14 .
- 48.-BUNNING (E.).-*Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze* . Springer-Verlag, Berlin, 1953.
- 49.-CARDINAUD (L.).-Variations morphologiques induites par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique au cours des premiers stades de la germination chez quelques Dicotylédones . Etude préliminaire . *Dipl.Et.sup.*, Nantes, 1965, 106 pp.dactyl., fig..
- 50.-CATARINO (F.).-Inflorescence and flower abnormalities ("teratological cases") in some members of the portuguese flora . *Portugaliae Acta biologica* , 1959,6, série A, 65-74, fig..
- 51.-CELAKOWSKY (L.).-Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes . *Pringsheim's Jahr.*, 1877,11, 124-174.
- 52.-CELAKOWSKY (L.).-Gedanken über eine zeigemässe Reform der Theorie der Blütenstände . *Bot.Jahrb.*, 1892,16, 33-51.
- 53.-CHADEFAUD (M.).-L'origine et l'évolution de l'ovule des Phanérogames .*Rev.scient.*, 1945,84, 502-509, fig..
- 54.-CHADEFAUD (M.).-La fleur et les pièces florales des Crucifères d'après quelques structures tératologiques . *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1956,103, 454-460, fig..
- 55.-CHATEAU (R.).-Note sur l'anatomie florale et la répartition des sexes sur les pieds du Papayer commun (*Carica Papaya* L.).*Rev.gén.Bot.*, 1955,62, 136-142, fig..
- 56.-CHEVALIER (C.).- *Les Bégonias . Monographie , multiplication , culture* . Liège et Paris , 1938,
- 57.-CHODAT (R.).-A propos des ovaires infères . *Bull.Soc.bot.Genève*, 1915, 2ème Série,4, 226-229.
- 58.-CHOUARD (P.).-Induction réversible de morphoses foliaires opposées et de la mise à fleur chez deux Scabieuses par le photopériodisme . *C.R.Ac.Sc.*, 1950,230, 119-121.

- 59.-CHOUARD (P.).-Réversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif sous l'effet du photopériodisme . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1950, 231, 1245-1247.
- 60.-CHOUARD (P.).-Morphogenèse , tératogenèse et évolution . La leçon de quelques exemples . *Coll.intern.sur l'Evolution et la Phylogénie chez les Végétaux* , Ed.C.N.R.S., Paris, 1952, 243-266, fig..
- 61.-CLOS (D.).-Fascicule d'observations de tératologie végétale . *Mém.Acad.imp.Sc.Toulouse* , 1859, 3, 99-113.
- 62.-CLOS (D.).-Deuxième fascicule d'observations tératologiques . *Mém.Acad.imp.Sc.Toulouse* , 1862, 6, 51-70.
- 63.-CLOS (D.).-Essai de tératologie taxinomique ou des anomalies végétales considérées dans leurs rapports avec les divers degrés de la classification . *Mém.Acad.Sc.Toulouse* , 1871, 3, 55-136.
- 64.-CLOS (D.).-La feuille florale et le filet staminal . *Mém.Acad.Sc.Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse* , 1877, 9.
- 65.-CLOS (D.).-La feuille florale et le pistil . *Mém.Acad.Sc.Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse* , 1880, 8, 197-224.
- 66.-CLOS (D.).-La tératologie végétale et ses principes . *Mém.Acad.Sc.Toulouse* , 1891, 3.
- 67.-CLOS (D.).-La vie et l'oeuvre de P.DUCHARTRE . *Bull.Soc.bot.Fr.* , 1895, 42, 143-150 .
- 68.-CLOS (D.).-Cas de pistillodie dans un Bégonia tubéreux à fleurs cristées et dans le *Begonia semperflorens* "Aigrette" . *Journ.Soc.Hort.Fr.* , 1899, 949.
- 69.-COQUEN (C.).-Variations morphologiques induites expérimentalement dans les appareils végétatif et reproducteur de l'*Euphorbia marginata* Pursh. Recherches préliminaires . *Dipl.Et.sup.* , Nantes, 1964, 64pp.dactyl., fig..
- 70.-COQUEN (C.).-Morphoses foliaires induites expérimentalement chez l'*Euphorbia marginata* Pursh et chez l'*Euphorbia Lathyris* L.. *Bull.Soc.bot.Fr.* , 1969, 116, 483-494, fig..
- 71.-COQUEN (C.).-Morphoses obtenues sous l'influence de différents facteurs chez trois espèces du genre *Euphorbia* . Contribution à l'interprétation du cyathium . *Thèse Doct.Sc.nat.* , Nantes, 1971, 180 pp.dactyl., fig..
- 72.-COQUEN (C.) et ASTIÉ (M.).-Quelques cas de virescence du cyathe chez l'*Euphorbia Esula* parasitée par la forme écidienne de l'*Uromyces pisi* (Persoon) Winter . *Mém.Soc.bot.Fr.* , 1968, 115, 92-100, fig..
- 73.-CRAMER .- *Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die Bedeutung des Pflanzeneies* . Zurich , 1864 .

- 74.-CUSSET (G.).-Remarques sur des feuilles de Dicotylédones .*Thèse Doct.Sc. nat.*, Paris, 1969 et *Boissiera*, 1970, 16, 210 pp., fig..
- 75.-DAGUILLON (A.).-Quelques observations tératologiques .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1894, 41, 561-566.
- 76.-DEBRAUX (G.).-La feuille isolée en survie . Son application à l'étude de quelques problèmes de morphogénèse et d'histogénèse . *Thèse Doct.Sc. nat.*, Poitiers, 1949 et Ed.Lesot, Paris, 1951, 133 pp., fig..
- 77.-DEBRAUX (G.).-*Titres et travaux scientifiques* . Nantes, 1962.
- 78.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Virescence expérimentale du cyathium chez l'*Euphorbia Cyparissias* L.Observations préliminaires .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1958, 105, 121-125, fig..
- 79.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Influence de la photopériode sur la biologie et sur la morphologie des *Bryophyllum* (Crassulacées) .*C.R.Ac.Sc.*, 1959, 153, 2067-2069.
- 80.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Pléiocarpie spontanée et expérimentale . *Mém. Soc.bot.Fr.*, 1963, 110, 22-26, fig..
- 81.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Induction expérimentale de caractères chénocarpiques étrangers à l'*Euphorbia marginata* Pursh sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1963, 256, 2672-2675, fig..
- 82.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Morphoses tératologiques obtenues expérimentalement chez diverses plantes sous l'influence de perturbations systématiques des rythmes photopériodique et thermopériodique .*Photochemistry and Photobiology*, 1966, 5, 457-460, fig..
- 83.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Quelques cas de tératologie florale induits expérimentalement chez le *Primula obconica* sous l'influence de la lumière .*Coll.Soc.bot.Fr.*, Strasbourg, 1968.
- 84.-DEBRAUX (G.) , ASTIÉ (M.) et LECOCQ (M.).-Variations morphologiques des pièces foliaires induites expérimentalement chez diverses Angiospermes sous l'influence de la lumière .*92ème Congrès Soc.sav.*, 1967.
- 85.-DEBRAUX (G.) et GAVAUDAN (P.).-Conservation et réactions des pièces périthaires et sexuelles de la fleur du *Lilium candidum* L. isolées en milieu aseptique . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1950, 230, 69-70 .
- 86.-DEBRAUX (G.) et GAVAUDAN (P.).-Les surfleurs .*A.F.A.S.*, 1954, 376-381, 2 pl..
- 87.-DEBRAUX (G.) et GAVAUDAN (P.).-Les virescences florales provoquées chez *Tropaeolum majus* par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique et l'existence de sporophylles chez les Angiospermes . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1956, 243, 1906-1908, fig..

- 88.-DEBRAUX (G.) et GAVAUDAN (P.).-Production de fleurs anormales chez *Bryophyllum Daigremontianum* Hamet et Perrier sous l'influence de la rupture du rythme photopériodique .*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1957, 244, 935-938, fig..
- 89.-DEBRAUX (G.) et SIMON (L.).-Influence de la lumière sur la biologie florale de l'*Impatiens Balsamina* L. variété Buisson fleuri.*C.R.Soc.Biol.*, 1967, 161, 2267-2269.
- 90.-DEBRAUX (G.) et SIMON (L.).-Induction expérimentale de fleurs prolifères chez l'*Impatiens Balsamina* par des perturbations de la photopériode .*Mém.Soc.bot.Fr.*, 1969, 207-208.
- 91.-DEBRAUX (G.) et SIMON (L.).-Induction expérimentale de fleurs prolifères chez l'*Impatiens Balsamina* Variété Buisson fleuri par perturbation de la photopériode .*Can.Journ.Bot.*, 1969, 47, 1791-1802, fig..
- 92.-DECAISNE (J.).-Note sur l'organogénie florale du Poirier , précédée de quelques considérations sur la valeur de certains caractères spécifiques .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857, 4, 338-342.
- 93.-DE CANDOLLE (A.P.).-Considérations générales sur les fleurs doubles et en particulier sur celles de la famille des Renonculacées .*Mém.Phys.Chim.Soc.Arcueil*, 1817, 3, 385-404.
- 94.-DE CANDOLLE (A.P.).-Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes .Paris, 1827, 2 vol..
- 95.-DE CANDOLLE (A.P.).-Introduction à l'étude de la Botanique , ou traité élémentaire de cette science . Paris, 1835, 2 vol..
- 96.-DE CANDOLLE (A.P.).-Mémoire sur la famille des Bégoniacées .*Ann.Sc.nat.Bot.*, 1859, 11, 4 ème série, 93-149.
- 97.-DE CANDOLLE (A.P.).-Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis .Paris, 1864, 266-408.
- 98.-DE CANDOLLE (C.).-Nouvelle étude des hypoascidies de *Ficus* .*Bull.Herb.Bois-sier*, 1902, 9, 2ème série.
- 99.-DIOMAIUTO-BONNAND (J.).-Etude de la cyme et de la grappe composée de cymes chez les *Nicotiana glutinosa* et *Nicotiana rustica* .*Mém.Soc.bot.Fr.*, 1964, 180-190, pl..
- 100.-DIOMAIUTO-BONNAND (J.).-Réversions spontanées de l'état reproducteur à l'état végétatif chez la Giroflée (*Cheiranthus Cheiri* L., Crucifères).*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1970, 271, 45-48, fig..
- 101.-DOPOSCHEG-UHLAR (J.).-Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen.*Flora*, 1911, 102, 24-86, fig..

- 102.-DOUGLAS (G.E.).-The inferior ovary.*Bot.Rev.*,1944,10,125-186.
- 103.-DUBARD (M.) et URBAIN (A.).-Sur quelques cas tératologiques de germination chez le Chou-fleur et le Chou-Milan.*Trav.Biol.vég.,Livre dédié à Bonnier*,Ed.Bouloy,Nenours,1914,203-216,fig..
- 104.-DUCHARTRE (P.).-Note sur une feuille monstrueuse de Tilleul , suivie de quelques considérations sur les feuilles peltées .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857,4,267-270.
- 105.-DUCHARTRE (P.).-Note sur diverses monstruosité de *Tulipa Gesneriana*.*Bull. Soc.bot.Fr.*, 1857,4,509-513.
- 106.-DUCHARTRE (P.).-Sur une feuille monstrueuse de *Begonia* .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1861,8,298-299.
- 107.-DUCHARTRE (P.).-Observations sur les fleurs doubles des Lis, et plus particulièrement sur celles du *Lilium tigrinum* Gawl..*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1877,24,389-394.
- 108.-DUCHARTRE (P.).-Notions sur l'organisation des fleurs doubles et description du *Lilium tigrinum* Gawl. *flore pleno* . *Journ.Soc.Hort.*,1877-1878.
- 109.-DUCHARTRE (P.).-Note sur deux monstruosité de *Crocus*.*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1878,25,233-238.
- 110.-DUCHARTRE (P.).-Note sur des fleurs monstrueuses de Grenadier (*Punica granatum* L.) .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1879;26,215-224,fig..
- 111.-DUCHARTRE (P.).-Note sur des Safrans à fleur monstrueuse .*Journ.Soc.Hort.*, 1879,171-180.
- 112.-DUCHARTRE (P.).-Observations sur les fleurs doubles des Bégonias tubéreux. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1880,27,134-140.
- 113.-DUCHARTRE (P.).-Note sur des fleurs doubles du grand Mufler (*Antirrhinum majus* L.) .*Journ.Soc.Hort.*, 1882,431-437.
- 114.-DUCHARTRE (P.).-Note sur les fleurs hermaphrodites de Bégonia .*Journ.Soc. Hort.* 1887,804-812.
- 115.-DUCHARTRE (P.).-Fleurs prolifères de Bégonias tubéreux .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1888,35,309-312.
- 116.-DUMMER (R.A.).-A Bisexual "Gymnospermous" *Begonia* .*Ann.of Bot.*,1912,26, 1123-1124,fig..
- 117.-DUPUY (P.).-Induction expérimentale de la formation de scyphies chez quelques plantes à feuilles en rosettes .*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1964,258,3544-3546,fig..
- 118.-DUPUY (P.).-Formation spontanée de feuilles anormales scyphiées dans les inflorescences de l'*Heracleum Sphondylium* Tournf. et du *Carpinus Betulus* L.. *C.R.Ac.Sc.*,Paris,1964,258,3752-3754,fig..

- 119.-EAMES (A.J.).-The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism . *Amer.Journ.Bot.*, 1931, 18, 147-188, fig..
- 120.-EGLER (F.E.).-The terminology of floral types . *Biologia*, 1950-1951, 169-173, fig.. Fasc. de *Chronica botanica*, 1948-1949, 12, p. 169-173.
- 121.-EHRENBERG (I.L.).-Zur Kenntnis der Homologieverhältnisse in der angiosperme Blüte . *Botaniska Notiser*, 1945, 438-444, fig..
- 122.-EICHLER (A.W.).-*Blütendiagramme*. Leipzig , 1878.
- 123.-EMBERGER (L.).-*Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants* . *Eléments de paléobotanique et de morphologie comparée* . Masson et Cie , Paris , 1944.
- 124.-EMBERGER (L.).-L'origine de la fleur . *Experientia*, 1951, 7, 161-168.
- 125.-EMBERGER (L.).-*Traité de Botanique systématique* . *Les Végétaux vasculaires* . Masson et Cie , Paris , 1960, vol.2, fasc.2.
- 126.-EMBERGER (L.).-L'inflorescence vue sous l'angle dynamique et phylogénétique . *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1964, 1-24, fig..
- 127.-EMBERGER (L.).-*Travaux de Botanique et d'Ecologie* . Masson et Cie, Paris, 1971.
- 128.-ENGLER (A.) et DIELS (L.).-*Syllabus der Pflanzenfamilien* . Berlin, 1936.
- 129.-FERMOND (C.).-Note sur diverses transformations offertes par les verticilles floraux du Navet ordinaire (*Brassica Napus*) . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1851, 33, 387-388.
- 130.-FERMOND (C.).-Considérations philosophiques sur les fleurs doubles . *Bull. Soc.bot.Fr.*, 1872, 19, 61-70.
- 131.-FERREIRA (J.H.).-Contribuição para o estudo das Begoniaceas de S.Tomé e Príncipe. *Garcia de Orta (Lisboa)*, 1965, 13, 525-544, fig..
- 132.-FOURNIER (E.).-Rapport sur les Bégonias tubéreux obtenus de semis par M.A. MALET , au Plessis-Piquet. *Journ.Soc.Hort.*, 1879, 1, 3ème série, 197-210 et 275-286.
- 133.-FROMANTIN (J.).-Quelques considérations d'ordre évolutif à la suite des effets du 2,4-D sur la structure des carpelles de *Ranunculus arvensis* L. *Rev.gén.Bot.*, 1956, 63, 293-313, fig..
- 134.-GALET (P.).-Etude morphologique et systématique des plantules de Vitacées. *Naturalia Monspeliensia*, 1967, 18, 231-270, fig..
- 135.-GAUDICHAUD (C.).-Cité par GAUTHIER in The nature of the inferior ovary in the genus *Begonia*. *Contr.Inst.Bot.Univ.Montréal*, 1950, 66, 1-93, fig..
- 136.-GAUSSEN (H.).-Evolution et retour aux formes ancestrales . *Rev.gén.Sc.*, Paris, 1942, 52, n° 1, 4-9, fig..

- 137.-GAUTHIER (R.).-The nature of the inferior ovary in the genus *Begonia* .
Contr.Inst.Bot.Univ.Montréal, 1950,66,1-93,fig..
- 138.-GAUTHIER (R.).-L'anatomie vasculaire et l'interprétation de la fleur pistillée de l'*Hillebrandia sandwicensis* Oliv..*Phytomorphology*, 1959,9,
72-87,fig..
- 139.-GAUTHIER (R.) et ARROS (J.).-L'anatomie de la fleur staminée de l'*Hillebrandia sandwicensis* Oliv. et la vascularisation de l'étamine .*Phytomorphology* , 1963,13,115-127,fig..
- 140.-GAUTHIER (R.) , FAMELART (M.) et ARROS (J.).-Further observations on the flower of *Hillebrandia sandwicensis* Oliv..*Phytomorphology*, 1968,18,211-215,fig..
- 141.-GAVAUDAN (P.).-Titres et travaux scientifiques .Poitiers , 1953.
- 142.-GAVAUDAN (P.).-Sur la signification de quelques types foliaires sans valeur adaptative connue .*Mém.Soc.bot.Fr.*, 1966,217-219.
- 143.-GAVAUDAN (P.) et DEBRAUX (G.).-Principes de l'identification des sporophylles chez les Angiospermes (Dicotylédones).*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1951,231,
2352-2354.
- 144.-GAVAUDAN (P.) et DEBRAUX (G.).-Eléments d'une modernisation et d'une justification de la théorie de la métamorphose foliaire .*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1951,233,1660-1662.
- 145.-GAVAUDAN (P.) et DEBRAUX (G.).-Nouvelles remarques sur la gamophyllie expérimentale et naturelle.*C.R.Trav.Lab.Biol.vég.Fac.Sc.*, Poitiers, 1952,3,
1-7.
- 146.-GAVAUDAN (P.) et DUPUY (P.).-Sur l'expression de l'intersexualité dans les étamines tératologiques et normales des Angiospermes .*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1965,260,4568-4571,fig..
- 147.-GERMAIN DE ST-PIERRE (E.).-Note sur une transformation du chaton femelle en rameau persistant chez le *Salix babylonica* .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857 ,
4,617-620.
- 148.-GERMAIN DE ST-PIERRE (E.).-Notes sur divers autres cas tératologiques observés dans le Midi de la France .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857,4,624-626.
- 149.-GILLOT (X.).-Notes tératologiques .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1894,41,446-452.
- 150.-GODEAU (M.).-Morphologie des fleurs doubles chez *Begonia tuberhybrida* Voss.
Bull.Soc.bot.Fr., 1962,109,121-125,fig..
- 151.-GODRON (A.).-Nouveaux mélanges de Tératologie végétale .*Mém.Soc.Sc.nat.*
Cherbourg, 1874,18,35 pp..

- 152.-GODRON (A.).-Examen tératologique d'un pied de *Rubus caesius* . *Bull.Soc. des Sc.Nancy*,1876,2.
- 153.-GODRON (A.).-Etudes sur les prolifications .*Mém.Acad.Stanislas Nancy*,1877, 4ème série,10,274-342.
- 154.-GODRON (A.).-Observations sur un genre particulier de prolifications médianes des fleurs. *Bull.Soc.bot.Fr.*,1877,24,192-198.
- 155.-GOEBEL (K.).-Abnorme Blattbildung bei *Primula Arendsii* .*Flora*,1909,90,370.
- 156.-GOEBEL (K.).-*Organographie der Pflanzen . Insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen* . Fischer , Jena,1928-1933,3 vol..
- 157.-GOETHE (J.W.).-*Versuch die Metamorphosen des Pflanzen zu erklären* .Gotha, 1790,1-86.
- 158.-GRAVIS (A.).-Notice sur quelques faits tératologiques .*Bull.Soc.royale de Belgique*,1849,16(3),185-197.
- 159.-GREGOIRE (V.).-La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral .I.-Le carpelle.*La cellule* ,1938,47,287-453,fig..
- 160.-GRIS (A.).-Note sur quelques cas de monstruosité et spécialement sur la Rose verte . *Ann.Sc.nat.*,1858,4ème série,9,76-83.
- 161.-GROSSIN (F.).-Virescence spontanée chez *Dipsacus silvestris* Mill. et virescence induite expérimentalement chez *Zinnia elegans* L..*C.R.Ac.Sc.*, Paris,1956,242,1349-1352,fig..
- 162.-GUENOT (M-T.).-Recherches sur la valeur morphologique de la paroi de l'ovaire infère chez le *Samolus Valerandi* L..*Bull.scientifique Bourgogne*, 1954,15.
- 163.-GUILLARD (A.).-Idée générale de l'inflorescence.*Bull.Soc.bot.Fr.*,1857,4, 29-41.
- 164.-GUILLARD (A.).-Idée générale de l'inflorescence (Suite).*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1857,4,116-124.
- 165.-GUILLARD (A.).-Sur deux chloranthies .*Bull.Soc.bot.Fr.*,1857,4,760-762.
- 166.-HAEGEMAN (J.).-Geschiedenis en evolutie van de Knolbegonia-Kultuur.*De Belgische (L'Horticulture belge)*,Gand,1965,8,185-193,fig..
- 167.-HAEGEMAN (J.).-Herkomstvergelijkingsproeven met Knolbegonia's (*Begonia tuberhybrida* Voss).*Werkgroep voor de Sierplantenteelt, Mededeling*,1967,11, 1-36,fig..
- 168.-HAEGEMAN (J.) et LIPS (J.).-Studie over het mechanisch rooien van Knolbegonia's.*Werkgroep voor de Sierplantenteelt, Mededeling*,1969,18,68pp., fig..
- 169.-HAEGEMAN (J.) et VAN ONSEM (J.G.).-Onderzoek naar de Gebruikswaarde van

- enkele substraten voor het verspenen van Knolbegonia-zaailingen. *Werkgroep voor de Sierplantenteelt, Mededeling*, 1966, 10, 11-22, fig..
- 170.-HAEGEMAN (J.) et VAN ONSEM (J.G.).-Lengte-breedte verhoudingen bij Begonia knollen in verband met sorteringsmethoden. *Werkgroep voor de Sierplantenteelt, Mededeling*, 1968, 15, 1-43, fig..
- 171.-HALL (B.A.).-The floral anatomy of *Drosera* and *Begonia* and its bearing on the theory of carpel polymorphism. *Amer. Journ. of Bot.*, 1949, 36, 416-421.
- 172.-HALLE (N.).-Deux *Begonia* du Gabon analysés sur le vif : *Begonia triflora* Irmscher et *Begonia ferramica* sp. nov.. *Adansonia*, 1967, 7, fasc. 4, 507-512, fig..
- 173.-HALLE (N.) et RAYNAL (A.).-Le *Begonia squamulosa* Hook. F. analysé et figuré d'après un matériel vivant. *Adansonia*, 1966, 6, fasc. 1, 113-116, fig..
- 174.-HALLIER (H.).-L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. neerl.*, 1912, 3, 146-234.
- 175.-HECKEL (E.).-Nouvelles monstruosités végétales. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1882, 29, 292-312.
- 176.-HECKEL (E.).-Nouvelles observations de tératologie phanérogamique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1886, 33, 41-46.
- 177.-HEIDE (O.M.).-Environmental Control of sex expression in *Begonia*. *Zeit. Pflanzenphysio*, 1969, 61, 279-285, fig..
- 178.-HEINRICHER (M.E.).-Beiträge zur Pflanzenteratologie. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Mathem. naturw. Classe, Wien*. 1881-1882, 84, 459-541, pl..
- 179.-HEINSBROEK (P.G.) et VAN HEEL (W.A.).-Note on the bearing of the pattern of vascular bundles on the morphology of the stamens of *Victoria amazonica* (Poepp.) Sowerby. *Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam*, 1969, série C, 72, n° 4, 431-444, fig..
- 180.-HERPIN (M.).-Modifications morphologiques induites expérimentalement chez *Reseda odorata* L. sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique. *Dipl. Et. sup.*, Nantes, 1958, 74 pp. dactyl., fig..
- 181.-HESLOP-HARRISON (J.).-Auxin and sexuality in *Cannabis sativa*. *Physiol. Plantarum*, 1956, 9, 588-597, fig..
- 182.-HESLOP-HARRISON (J.).-The experimental modification of sex expression in flowering plants. *Biol. Rev.* 1957, 32, 38-90, fig..
- 183.-HESLOP-HARRISON (J.).-The unisexual flower. A reply to criticism. *Phytomorphology*, 1958, 8, 177-184, fig..

- 184.-HLADIK (A.).-Contribution à l'étude biologique d'une Araliacée d'Amérique tropicale : *Didymopanax morototoni* (Aublet) Decaisne et Planchon .Etude particulière de la variabilité morphologique foliaire .*Adansonia*,1970, 10,fasc.3,383-407,fig..
- 185.-HUNT (K.W.).-A study of the style and stigma with reference to the nature of the carpel .*Amer.Journ.Bot.*,1937,24,288-295,fig..
- 186.-HUTCHINSON (J.).-The families of flowering plants .I.*Dicotyledons*.London, 1926.
- 187.-IRMSCHER (E.).-Begoniaceae.In Engler et Prantl : *Die natürlichen Pflanzen familien*,1925,21,548-588,fig..
- 188.-IWAHORI (S.),LYONS (J.M.) et SMITH (O.E.).-Sex expression in Cucumber Plants as affected by 2-chloroethylphosphonic Acid ,Ethylene ,and Growth Regulators .*Plant Physio.*,1970,46,412-415,fig..
- 189.-KALMBACHER (G.).-Begonia flowers .*The Begonian* ,1971,38,n°2,32-34,fig..
- 190.-KAPLAN (D.R.).-Floral morphology , organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii* . *Amer.Journ.Bot.*,1967,54,1274-1290,fig..
- 191.-KLOTZSCH (J.F.).-Begoniaceen.Gattungen und Arten . *Abhandl.der Königl.Akad. der Wissensch.Berlin*,1854,1-135,pl..
- 192.-LANGE (A.).-Die geschichte der Begonien,cité par CHEVALIER in "*Les Bégonias. Monographie,multiplication,culture*.Liège et Paris,1938".
- 193.-LAWRENCE (G.H.).-Taxonomy of vascular plants .New-York,1955.
- 194.-LECOCQ (M.).-Variations morphologiques des fleurs doubles des Bégonias tubéreux , *Begonia tuberhybrida* Voss. *Dipl.Et.sup.*,Nantes,1964,60pp.dactyl.,fig..
- 195.-LECOCQ (M.).-Acquisition du caractère femelle chez les fleurs mâles doubles du *Begonia tuberhybrida* . *Congrès de l'A.F.A.S.*,Tours,1965.
- 196.-LECOCQ (M.).-Variations morphologiques des fleurs doubles chez le *Begonia tuberhybrida* Voss.I.-Fleurs mâles .*Bull.Soc.bot.Fr.*,1966,113,161-173, fig..
- 197.-LECOCQ (M.).-Morphologie comparée de quelques anomalies foliaires , spontanées chez le *Bergenia cordifolia* Sternb.,induites expérimentalement chez le *Begonia tuberhybrida* Voss.*Bull.Soc.bot.Fr.*,1967,114,397-417,fig..
- 198.-LECOCQ (M.).-Réversion de l'état floral à l'état végétatif et modifications de l'inflorescence induites chez le *Begonia tuberhybrida* Voss. sous l'influence de la lumière . *Mém.Soc.bot.Fr.*,1969,209-224,fig..

- 199.-LECOQ (M.).-Variations morphologiques des pièces reproductrices "mâles" du *Begonia tuberhybrida* Voss. *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1970, 285-296, fig..
- 200.-LECOQ (M.), ASTIÉ (M.) et DEBRAUX (G.).-Variations expérimentales de la ramification au niveau de l'inflorescence chez quelques Angiospermes. *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1971, 143-150, fig..
- 201.-LE MONNIER (G.).-Recherches sur la nervation de la graine. *Ann.Sc.nat.Bot.*, 1872, 16, 5ème série.
- 202.-LEROY (J.F.).-Contre la théorie généralisée des carpelles-sporophylles. I.-Une structure singulière d'axe invaginé et de placentation caulinaire chez *Annanocarya* A.Chev. (Juglandaceae). *C.R.Ac.Sc.Paris*, 1951, 232, 432-434, fig..
- 203.-LEROY (J.F.).-Contre la théorie généralisée des carpelles-sporophylles. II.-Phylogénie structurale de la placentation dans le groupe *Juglans-Carya* (Juglandaceae). *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1951, 232, 1007-1009, fig..
- 204.-LEROY (J.F.).-La théorie généralisée des carpelles-sporophylles et la fleur des Juglandales. III.-Discussion et conclusions. *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1951, 233, 1214-1216.
- 205.-LE SOURD-DUSSIPIES (E.) et BERGERON (G.).-Note sur un cas de métamorphose ascendante. Transformation des étamines en feuilles carpellaires. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1861, 8, 348-350.
- 206.-LE TEXNIER. -Essais sur l'histoire de quelques fleurs d'ornement. *Le Bégonia*. Librairie horticole, Paris, 1908.
- 207.-LINDLEY (J.).-*The vegetable Kingdom*. London, 1847.
- 208.-LINNÉ (C.).-*Philosophia botanica*. Stockholm, 1751.
- 209.-LINNÉ (C.).-*Genera Plantarum*. 1753, cité par HAEGEMAN (166).
- 210.-LOISEAU (J.E.).-*La phyllotaxie*. Masson et Cie, Paris, 1969.
- 211.-LOWE (J.).-On an abnormality in the flowers of *Salix Andersoniana*. *Ann.and Magaz.of natur.hist.*, 1856, 254-256.
- 212.-MALINVAUD (E.).-Note sur quelques Menthes à inflorescence monstrueuse ou anormale. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1877, 24, 265-266.
- 213.-MANGIN (L.).-Sur les pétales ovulifères du *Caltha palustris*. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1886, 33, 262-263.
- 214.-MARCHAND (L.).-Monstruosité du *Linaria elatine*. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1879, 26, 107-113, pl..
- 215.-MARESQUELLE (H.J.).-Sur la filiation des inflorescences. *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1961, 117-119.

- 216.-MARESQUELLE (H.J.).-Sur la filiation des inflorescences . 3ème apport.
Fleurs de renfort et inflorescences de renfort .*Mém.Soc.bot.Fr.*,1964,
93-95.
- 217.-MARONNY-DEGOUST (A.).-Recherches morphologiques sur les surfleurs d'*Hibiscus syriacus* .*Dipl.Et.sup.*,Poitiers,1954,18 pp.dactyl.,fig..
- 218.-MARSDEN-JONES (E.M.) et TURRIL (W.B.).-Flower mutations in the primrose.
I.-Origins and genetics .*The new Phytol.*,1931,30,284-297.
- 219.-MARTINS (C.).-Note sur une fleur monstrueuse de *Petunia violacea* Lindl..
Ann.Sc.nat.Bot.,1844,2,362-365.
- 220.-MATZKE (E.B.).-Inflorescence patterns and sexual expression in *Begonia semperflorens* .*Amer.Journ.Bot.*,1938,25,465-478.
- 221.-METCALFE (C.R.) et CHALK (L.).-*Anatomy of the Dicotyledons* .Oxford,1950.
- 222.-MEYER (J.).-Sur la persistance de la gamopétalie chez certaines Scrofulariacées virescentes . *Mém.Soc.bot.Fr.*,1963,115-119,fig..
- 223.-MIÈGE (J.) et NOZERAN (R.).-Formes tératologiques de *Merremia angustifolia* Hall. (Convolvulacées) intéressantes,en particulier , pour la compréhension de la fleur .*Naturalia monspeliensa*,1959,Série Botanique,11,61-69,fig..
- 224.-MILLET (B.) et BAILLAUD (L.).-Une anomalie du périanthe chez le *Viola odorata* . *Ann.sc.Univ.Besançon,Bot.*,1960,15,73-74,fig..
- 225.-MOGENSEN (H.L.).-Floral ontogeny and interpretation of the inferior ovary in *Agave parryi* .*Can.Journ.Bot.*,1969,47,23-26,fig..
- 226.-MOHL (H. Von).-Sur la métamorphose des anthères en carpelles .*Ann.Sc.nat.Bot.*,1837,8,50-75.
- 227.-MOINET-SIMON (L.).-Considérations sur l'inflorescence du *Pelargonium zonale* Ait..*Mém.Soc.bot.Fr.*,1964,125-134,fig..
- 228.-MOLLIARD (M.).-Homologie du massif pollinique et de l'ovule .*Rev.gén.Bot.*,1896,8,273-284,fig..
- 229.-MOLLIARD (M.).-Sur le déterminisme du sexe chez le Chanvre .*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1897,125,792-795.
- 230.-MOLLIARD (M.).-De l'hermaphrodisme chez la Mercuriale et le Chanvre .*Rev.gén.Bot.*,1898,10,321-335,fig..
- 231.-MOLLIARD (M.).-Cas de virescence et de fasciation d'origine parasitaire.*Rev.gén.Bot.*,1900,12,323-328,fig..
- 232.-MOLLIARD (M.).-Fleurs doubles et parasitisme .*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1901,132,548-551.

- 233.-MOLLIARD (M.).-Sur la transformation expérimentale des étamines en carpelles chez le Chanvre .*C.R.Soc.Biol.*, 1901, 53, 851-853.
- 234.-MOLLIARD (M.).-Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance .*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1904, 139, 930-932.
- 235.-MOLLIARD (M.).-Deux cas de duplicature florale provoqués par une nutrition défectueuse et hérédité de cette anomalie.*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1905, 52, 13-15.
- 236.-MOLLIARD (M.).-Nouveau cas de virescence florale produite par un parasite localisé dans le collet .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1906, 53, 50-52.
- 237.-MOLLIARD (M.).-Duplicature florale d'origine parasitaire chez le *Bellis perennis* L..*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1912, 59, 166-167.
- 238.-MOLLIARD (M.).-Sur les phénomènes tératologiques survenant dans l'appareil floral de la Carotte à la suite de traumatismes .*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1921, 172, 473-475.
- 239.-MOLLIARD (M.).-Deux cas remarquables de virescence florale .*Feuille des Natur.*, 1924, 41-44.
- 240.-MOLLIARD (M.).-Cas remarquable de virescence florale chez le *Rubus fruticosus* L.. *Feuille des Natur.*, 1926, 182-185, fig..
- 241.-MONOD (T.).-Notes botaniques sur les îles de Sao Tomé et de Principe.*Bull. I.F.A.N.*, 1960, 22, série A, n° 1, 19-81.
- 242.-MOQUIN-TANDON (A.).-*Eléments de Tératologie végétale* . Paris, 1841.
- 243.-MORREN (C.).-Notice sur les fleurs de *Petunia* doublées par chorise staminale et atteintes de calyphyomie , ou adhérence normale du calice à la corolle .*Clusia*, 1852-1874, 73-86, pl..
- 244.-MOSELEY (M.F.).-Morphological studies of the Nymphaeaceae .I.-The nature of the stamens .*Phytomorphology*, 1958, 8, 1-29, fig..
- 245.-MULLER (F.).-On the modification of the stamens in a species of *Begonia* . *Journ.Linn.Soc.Bot.*, London, 1871, 11, 472-474, fig..
- 246.-NAEGELI (C.).-*Mechanische, physiologische Theorie der Abstammungslehre* . München, 1883.
- 247.-NEVILLE (P.) et NOZERAN (R.).-Etude sur la valeur morphologique de la corolle chez *Gleditschia triacanthos* L..*Naturalia Monspeliensa*, 1958, 10, 75-79, fig..
- 248.-NOACK (R.).-Die zwittrigen und eingeschlechtlichen Blüten von *Begonia cathayana* .I.-Die chemotropische Reaktionsfähigkeit der Pollenschläuche auf die Narbenstoffe der Blüten .*Zeit.Bot.*, 1960, 48, 464-487, fig..

- 249.-NOACK (R.).-Die zwittrigen und eingeschlechtlichen Blüten von *Begonia cathayana* .II.-Der Einfluss äusserer Faktoren auf die Zwitterblüten bildung und deren Fruchtbarkeit .*Zeit.Bot.*,1962,50,22-33.
- 250.-NOUGARÈDE (A.)et RONDET (P.).-Variations morphologiques et histologiques du développement de l'*Alyssum maritimum* Lamk. en relation avec les conditions de culture ; essai de réversion de la phase reproductrice à la phase végétative .*Rev.Cyt. et Biol.vég.*,1962,25,209-240,fig..
- 251.-NOZERAN (R.).-Contributions à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée).*Thèse Doct.Sc.nat.*,Montpellier, 1955 et *Ann.Sc.nat.*,16,2-224,fig..
- 252.-OZENDA (P.).-La nature morphologique du carpelle .*Rev.scient.*,1946,84,393-404,fig..
- 253.-OZENDA (P.).-Remarques sur quelques interprétations de l'étamine .*Phytomorphology*,1952,2,225-231,fig..
- 254.-PARKIN (J.).-The evolution of the inflorescence .*Journ.Linn.Soc.Bot.*,London,1914,42,511-563,fig..
- 255.-PARROT (A.G.).-Un plant monstrueux de Silène .*Bull.Soc.bot.Fr.*,1946,93,73-75.
- 256.-PAYER (J.B.).-*Traité d'organogénie comparée de la fleur* .Paris,1857.
- 257.-PÉNISSARD (J.).-Etude morphologique des fleurs simples et doubles de *Delphinium* .*Dipl.Et.sup.*,Rennes,1959,79 pp.dactyl.,fig..
- 258.-PHELOUZAT (R.).-Etude morphologique d'une Poire prolifère , *Pirus communis* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1960,250,570-572,fig..
- 259.-PICHENOT (M.) , GONDRAN (M.) et TRIAT-LAVAL (H.).-Etude morphologique de malformations observées sur des fleurs de *Capsicum annum* L. var. *Cayennense* modifié par le greffage .*Bull.Soc.bot.Fr.*,1968,115,77-89,fig..
- 260.-PLANTEFOL (L.).-*L'ontogénie de la fleur*.Masson et Cie,Paris,1949.
- 261.-PLANTEFOL (L.).-Sur les "feuilles soudées en cornet" de *Linum usitatissimum* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1952,235,386-388.
- 262.-PLANTEFOL (L.).-Variation des "cornets foliaires" tératologiques de *Linum usitatissimum* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1952,235,812-814.
- 263.-PLANTEFOL (L.).-A propos de la note de Mme PHELOUZAT :Etude morphologique d'une Poire prolifère , *Pirus communis* L..*C.R.Ac.Sc.*,Paris,1960,250,428-430.
- 264.-PRESL (C.B.).-Einige Metamorphosen des Blumentheile des *Sisymbrium officinale* .*Linnaea* ,1831,6,599-601,fig..

- 265.-PULLE (A.A.).-Remarks on the system of the spermatophytes .*Med.Bot.Mus. Herb. Rijks-univ. Utrecht*, 1937, 43, 1-17.
- 266.-PURI (V.).-Floral anatomy and inferior ovary .*Phytomorphology*, 1952, 2, 122-129.
- 267.-RENDLE (A.B.).-The classification of inflorescences . .University Press, Cambridge, 1925.
- 268.-RICKETT (H.W.).-La classification des inflorescences . *Bot.Rev.*, 1944, 10, 187-231.
- 269.-RINGE (F.).-Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Begonia semperflorens gracilis* .*Inaugural-Dissertation, Liebig-Universität, Giessen*, 1969, 44 pp. fig..
- 270.-RINGE (F.) et DENFFER (D. von).-Zur Kenntnis der Wirksamkeit von 2-Chlor. 9-Fluorenl-9-carbonsäure bei *Begonia semperflorens* und *Allium Cepa* . *Wissenschaftliche Zeitschr.der Univ.Rostock*, 1967, 4, 5, 693-697, fig..
- 271.-RIVIÈRES (R.). -Fleurs et inflorescences de quelques Urticacées.*Naturalia Monspeliensa , Bot.*, 1956, 8, 189-204, fig..
- 272.-RIVIÈRES (R.).-La valeur de la fleur d'Urticacée .*C.R.Ac.Sc., Paris*, 1957, 244, 653-656, fig..
- 273.-RIVIÈRES (R.).-Les inflorescences chez les Urticacées .*Naturalia Monspeliensa , Bot.*, 1957, 163-172, fig..
- 274.-SACHS (J.).-*Traité de Botanique* .Paris, 1874.
- 275.-SAGOT (P.).-Note sur un *Clusia* mâle portant des fleurs femelles monstrueuses , à ovaire stérile accrescent , observé à la Guyane .*Bull.Soc.bot. Fr.*, 1877, 24, 213-216.
- 276.-SANKHLA (N.).-Effect of morphactin on flower sex expression in *Nicotiana paniculata* .*Zeit.Pflanzenphysiol.*, 1969, 61, 350-352, fig..
- 277.-SAUNDERS (E.R.).-On carpel polymorphism .I.-*Ann.Bot.*, 1925, 39, 123-167, fig..
- 278.-SAUNDERS (E.R.).-On carpel polymorphism .II.-*Ann.Bot.*, 1927, 41, 569-641, fig..
- 279.-SAUNDERS (E.R.).-Illustrations of carpel polymorphism.VII.-*New Phyt.*, 1931, 30, 80-118, fig..
- 280.-SCHAFFNER (J.H.).-Experiment with various plants to produce change of sex in the individual .*Bull.Torrey Bot.Club*, 1925, 52, 35-47.
- 281.-SCHIMPER (K.F. von).-Cité par M.ASTIE (11) : "Beschreibung des *Symphytum Zeyheri* und seiner zwei deutscher Verwandten der *S.bulbosum* Schimpund *S.tuberosum* Jacq.nzbst Erläuterungen über die Asperifolien überhaupt namentlich über deren Blattstellung und Inflorescenz .Heidelberg, 1835.

- 282.-SCHLECHTENDAL (F.L.).-Abnorme Pflanzenbildungen.*Bot. Zeit.*, 1857, 51, 873-880.
- 283.-SCHNELL (R.).-La feuille , unité morphologique ou organe complexe .*Cah. Et. biol. Lyon*, 1965, 13, 14 et 15, 157-170.
- 284.-SELL (Y.).-Grappes terminales et grappes latérales (première note). Deux types de grappes latérales .Discussion dans l'esprit des idées de Troll. *Mém. Soc. bot. Fr.*, 1964, 54-67, fig..
- 285.-SELL (Y.).-Analyse des complexes d'inflorescences : étude des floraisons de renfort du type surnuméraire chez quelques Acanthacées .92ème Congrès Soc. sav., 1967, 3, 195-209, fig..
- 286.-SELL (Y.).-Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées .Etude particulière des phénomènes de condensation , de racémisation , d'homogénéisation et de troncature .*Ann. Sc. nat. Bot.*, 1969, 12ème série, 10, 225-300, fig..
- 287.-SIMON (L.).-Structure et évolution du méristème apical de l'*Impatiens Balsamina* L., variété Buisson fleuri, au cours du développement. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1972, 4pp. dactyl., fig.. (à l'impression).
- 288.-SIRONVAL (C.).-Essai sur la floraison de *Begonia semperflorens* Link et Otto dans le Phytotron .*Arch. Inst. Bot. Liège*, 1951, 21, 523-537, fig..
- 289.-SMITH (L.B.) et SCHUBERT (B.G.).-Studies in the Begoniaceae.-II.-*Contr. Gray Herb. Harvard Univ.*, 1946, 161, 26-29, fig..
- 290.-SMITH (L.B.) et SCHUBERT (B.G.).-Some mexican Begonias. *Contr. Gray Herb. Harvard Univ.*, 1947, 165, 90-94, fig..
- 291.-SOUÈGES (R.).-Embryogénie des Bégoniacées . Développement de l'embryon chez le *Begonia semperflorens* Link et Otto .*C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1939, 208, 534-536, fig..
- 292.-TOURNEFORT (J.).-*Institutiones Rei Herbariae*. Paris, 1700 (cité par HAEGERMAN, 166).
- 293.-TOURNOIS (J.).-Anomalies florales du Houblon japonais et du Chanvre déterminées par des semis hâtifs. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1911, 153, 1017-1020.
- 294.-TRÉCUL (A.).-Observations sur les fruits des *Prismatocarpus Speculum* et *hybridum* et sur celui des Crucifères .*Ann. Sc. nat. Bot.*, 1843, 2ème série, 20, 339-344, fig..
- 295.-TRÉCUL (A.).-De la théorie carpellaire d'après des Amaryllidacées .*Bull. Soc. bot. Fr.*, 1877, 24, 17.
- 296.-TRÉCUL (A.).-De l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens de l'*Anagallis arvensis* .*Bull. Soc. bot. Fr.*, 1877, 24, 56-57.

- 297.-TRÉCUL (A.).-Théorie de la modification des rameaux pour remplir des fonctions diverses , déduite de la constitution des Amaryllidacées etc..
Bull.Soc.bot.Fr., 1877, 24, 18-20.
- 298.-TRÉCUL (A.).-De la théorie carpellaire d'après des Loasées .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1877, 24, 55-56.
- 299.-TROLL (W.).-Zur Frage der Herkunft der Blumenblätter .*Flora*, 1927, 2ème série, 22, 57.
- 300.-TROLL (W.).-Die morphologische Natur der Karpelle.*Chronica Botanica* , 1939, 5, n°1, 38-41, fig..
- 301.-TROLL (W.).-*Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie* . G.Fischer, Jena, 1957.
- 302.-TROLL (W.).-*Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers* . G.Fischer, Stuttgart, 1964.
- 303.-VAN ONSEM (J.G.).-Les plantes à bulbes et à tubercules . *Rapport d'activité* , 1960-1965 et *Programme de recherche* , 1966 , 14 pp..
- 304.-VAN ONSEM (J.G.).-Rapport d'activité 1960-1965 . Programme de recherches. Rapport présenté au Conseil supérieur de la Recherche scientifique en Agriculture .Gand, 1966.
- 305.-VAN ONSEM (J.G.) et HAEGEMAN (J.).-Etude de la corrélation entre la cueillette des fleurs et la formation des tubercules du *Begonia tuberhybrida* Voss. 16ème Congrès intern., 1962, 297-303, fig..
- 306.-VAN TIEGHEM (P.).-Recherches sur la structure du pistil . *Ann.Sc.nat.Bot.*, 1868, 5ème série, 9, 127-226, pl..
- 307.-VAN TIEGHEM (P.).-Anatomie de la Rose , et en général caractères anatomiques des axes invaginés .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1878, 25, 309-315.
- 308.-VAN TIEGHEM (P.).-*Traité de Botanique* .Paris, 1891.
- 309.-VELENOVSKY (J.).-*Vergleichende Morphologie der Pflanzen* .Rivnac, Prague, 1907.
- 310.-VILLIERS (J.F.) et CUSSET (G.).-Proliférations foliaires et architecture du limbe chez un *Begonia* . *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1969, 7-16, fig..
- 311.-VUILLEMIN (P.).-Transformations des ovules de *Begonia* en carpelles et en pétales .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1895, 42, 143-150.
- 312.-VUILLEMIN (P.).-Recherches sur les Cucurbitacées .Type .Anomalies.Affinités. *Ann.Sc.nat.Bot.*, 1923, 5, 10ème série, 5-19, fig..
- 313.-VUILLEMIN (P.).-*Les anomalies végétales .Leurs causes biologiques* . Paris, 1926.
- 314.-WARMING (E.).-De l'ovule .*Ann.Sc.nat.Bot.*, 1878, 5, 6ème série, 177-266, pl..

- 315.-WEBER (C.).-Types d'inflorescences dans le genre *Chaenomeles* . *Mém. Soc. bot. Fr.*, 1964, 48-53, fig..
- 316.-WETTSTEIN (R.).-*Handbuch der systematischen Botanik* . Leipzig et Wien, 1935.
- 317.-WIGAND (A.).-Beiträge zur Pflanzenteratologie . *Flora*, 1856, 45, 705-719.
- 318.-WILSON (C.L.).-The phylogeny of the stamen . *Amer. Journ. Bot.*, 1937, 24, 686-699, fig..
- 319.-WORSDELL (W.C.).-*The principles of plant teratology* . London , 1915.
- 320.-ZIESENHENNE (R.).-Two new Begonias from Chiapas , Mexico . *The Begonian*, 1971, 38, n° 3, 54-58, fig..

1. ☐ 2. ☐ 3. ☐ 4. ☐ 5. ☐ 6. ☐ 7. ☐ 8. ☐ 9. ☐ 10. ☐ 11. ☐ 12. ☐ 13. ☐ 14. ☐ 15. ☐ 16. ☐ 17. ☐ 18. ☐ 19. ☐ 20. ☐ 21. ☐ 22. ☐ 23. ☐ 24. ☐ 25. ☐ 26. ☐ 27. ☐ 28. ☐ 29. ☐ 30. ☐ 31. ☐ 32. ☐ 33. ☐ 34. ☐ 35. ☐ 36. ☐ 37. ☐ 38. ☐ 39. ☐ 40. ☐ 41. ☐ 42. ☐ 43. ☐ 44. ☐ 45. ☐ 46. ☐ 47. ☐ 48. ☐ 49. ☐ 50. ☐ 51. ☐ 52. ☐ 53. ☐ 54. ☐ 55. ☐ 56. ☐ 57. ☐ 58. ☐ 59. ☐ 60. ☐ 61. ☐ 62. ☐ 63. ☐ 64. ☐ 65. ☐ 66. ☐ 67. ☐ 68. ☐ 69. ☐ 70. ☐ 71. ☐ 72. ☐ 73. ☐ 74. ☐ 75. ☐ 76. ☐ 77. ☐ 78. ☐ 79. ☐ 80. ☐ 81. ☐ 82. ☐ 83. ☐ 84. ☐ 85. ☐ 86. ☐ 87. ☐ 88. ☐ 89. ☐ 90. ☐ 91. ☐ 92. ☐ 93. ☐ 94. ☐ 95. ☐ 96. ☐ 97. ☐ 98. ☐ 99. ☐ 100. ☐

